



Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé Supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie

Blaise Videt

► To cite this version:

Blaise Videt. Dynamique des paléoenvironnements à huîtres du Crétacé Supérieur nord-aquitain (SO France) et du Mio-Pliocène andalou (SE Espagne) : biodiversité, analyse séquentielle, biogéochimie. Autre. Université Rennes 1, 2003. Français. NNT : . tel-00006038

HAL Id: tel-00006038

<https://theses.hal.science/tel-00006038>

Submitted on 7 May 2004

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

N° Ordre : 2939

THESE

Présentée

DEVANT L' UNIVERSITE DE RENNES 1

pour obtenir

le grade de : ***DOCTEUR DE L' UNIVERSITE DE RENNES 1***

Mention Sciences de la Terre

PAR

Blaise VIDET

Equipe d'accueil : **Géosciences Rennes**

Ecole Doctorale : **Sciences de la Matière**

Composante universitaire : **UFR Structure et Propriété de la Matière**

Titre de la Thèse :

**DYNAMIQUE DES PALEOENVIRONNEMENTS A HUITRES DU CRETACE
SUPERIEUR NORD-AQUITAIN (SO FRANCE) ET DU MIO-PLIOCENE
ANDALOU (SE ESPAGNE) :
BIODIVERSITE, ANALYSE SEQUENTIELLE, BIOGEOCHIMIE**

Soutenue le 11 Décembre 2003 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY

Ilhem Bentaleb
Marc Floquet
François Guillocheau
Agnès Lauriat-Rage
Didier Néraudeau
Jean-Pierre Platel

Codirectrice de thèse
Rapporteur
Examinateur
Rapporteur
Directeur de thèse
Examinateur

Remerciements

Au terme de tout travail, il est d'usage de remercier tous ceux et celles qui, d'une manière ou d'une autre, ont contribué à sa réalisation. Cette tâche n'est pas des plus aisée, en ce sens qu'il est souvent difficile d'identifier l'influence de chacun dans un travail souvent réalisé en équipe. Ainsi la liste ci-dessous est loin d'être exhaustive.

Mes tous premiers remerciements s'adressent à Didier Néraudeau, mon directeur de thèse, qui a bien voulu me faire confiance, et qui a su m'encourager grâce à son dynamisme et à sa disponibilité. Je remercie également Ilhem Bentaleb, ma codirectrice, qui m'a initié au monde des isotopes stables.

Je remercie également les personnes qui ont accepté d'être dans mon jury, Ilhem Bentaleb, Marc Floquet, François Guillocheau, Agnès Lauriat-Rage, Didier Néraudeau, Jean-Pierre Platel et qui ont fourni un important travail de relecture.

Je suis également reconnaissant envers toutes les personnes qui ont put m'aider sur le terrain, m'apporter une aide technique au laboratoire, m'aider dans la réflexion de ce travail : Didier Néraudeau, Philippe Courville, François Guillocheau, Loïc Villier, Ilhem Bentaleb, Jean-Marie Rouchy, Evelyne Goubert, Vincent Perrichot, Romain Vullo, Ronan Alain, Yves Quété, Jean Cornichet, Xavier Le Coz, Philippe Landrain, Veronique Berrou...

De manière plus indirecte, mais tout aussi essentielle, je fais un clin d'œil à tous les copains qui m'ont supportés durant ces trois années : Julien, Myriam, Stéphane, Castor, Charly, César, Rodrigo, Katia, Olivier, Nico, Delphine, Romain, Vincent, Ronan, Catherine, Flo, Ben, Nico, Christelle, Stéphanie, Yael, Eric, Vincent, Ludo, Dom, Yannick, Cyrille, NicoK, Thierry, Florence, Seb, Deb, virginie, Nico Ploem', Pec, Vinc', Benoît, Marie, Anne, Claude, Estelle, Pierrot, Karen, Loïg, Flo, Renaud...et tous ceux que j'oublie !!!

Enfin je dédie cette thèse à ma famille qui m'a soutenu pendant mon parcours et à Catherine qui a su m'épauler tout au long de ces trois années...

Résumé

D'après l'étude du Crétacé supérieur du NE du bassin-aquitain (Charentes, France) et du Néogène supérieur du bassin de Sorbas (SE Espagne), les huîtres fossiles peuvent être étudiées à plusieurs échelles.

- (1) Les assemblages d'ostréidés présentent une grande diversité de géométries spatiales. Leurs accumulations peuvent être soit tridimensionnelles (« intérieur » d'un banc) ou bidimensionnelles, avec l'implantation des organismes à la surface du sédiment. Une analyse taphonomique permet alors de discriminer ces différentes structures d'assemblages d'ostréidés en fonction de leur signification paléoécologique. L'organisation de ces assemblages (géométrie, densité des assemblages...) est bien souvent révélatrice de la dynamique sédimentaire, permet d'identifier des surfaces stratigraphiques remarquables et contribue à l'analyse des corps sédimentaires pour des interprétations séquentielles des milieux de dépôts.
- (2) Les espèces se répartissent sur un large spectre de milieux où chacune d'entre elles et leurs morphotypes sont inféodés à des conditions environnementales précises. Les nombreux paramètres climatiques et édaphiques contrôlant leur distribution ont ainsi pu être appréhendé (salinité, oxygénation, turbidité, nature du substratum, bathymétrie...).
- (3) Les coquilles enregistrent les fluctuations environnementales saisonnières via leur croissance accrétaire. Une étude sclérochronologique et l'analyse de la composition en isotopes stables (C&O) de leurs stries de croissance permet de retrouver ce signal saisonnier. L'étude sclérochronologique permet également d'accéder à l'âge absolu des organismes et ainsi de reconstituer la dynamique des populations. Il est alors possible de quantifier le temps que représente une couche sédimentaire d'ordre annuel à pluriséculaire. L'étude isotopique stable a pu démontrer sur une espèce de *Neopycnodonte* actuelle que l'enregistrement par la coquille du signal isotopique de l'eau de mer n'était affecté que d'un effet biologique mineur. L'analyse de coquilles du Cénomanién supérieur et du Campanien supérieur témoigne de l'enregistrement d'un signal cyclique de la part des isotopes de l'oxygène démontre la présence d'une saisonnalité pour ces deux périodes.

Abstract

From the study of the Upper Cretaceous of the Aquitaine Basin (Charentes, France) and of the Upper Neogene of the Sorbas basin (SE Spain), oysters can be useful at different scales of analyses:

- (1) Oyster assemblages have a great diversity of geometries. Their accumulation could be tridimensional, (in a shelly a bed) or bidimensional, with colonisation of a surface. A taphonomic analysis could be used to discriminate several find of assemblages according to their palaeoecological interests. Their organisation (geometry, population density...) often reveal sedimentary dynamics, can help to underline particular stratigraphic surfaces and can be used for the interpretation of sedimentary units. Such results could be useful for sequence stratigraphy analyses.
- (2) Species are distributed on numerous various environments. Each one of these species and their morphotypes are restricted to specific environmental conditions. Study of numerous parameters controlling their distributions (salinity, oxygenation, turbidity, quality of the substratum, bathymétry...) have be realised. Thus it is possible to reconstitute precisely climatic and edaphic parameters.
- (3) Shells record seasonal environmental fluctuations by sclerochronological studies and study of the stable isotopes composition (C&O) of their shell increments allow to characterise these seasonal variations. Sclerochronological studies allow to accede absolute age of each specimen too and then to reconstitute population dynamics. Therefore it is possible to characterise time of deposition of shellbeds (from several years to century time scale). Isotopic studies demonstrate that shell recording of sea water condition by *Neopycnodonte* is affected by a minor vital effect. The analyse of oxygene signal of Upper Cenomanian and Upper Campanian shells show a cyclic pattern that could be attributed to climatic seasonal variations.

Sommaire

| | |
|---|-----------|
| Introduction générale | 1 |
| Chapitre I : Systématique des Ostréidés | 5 |
| 1 Historique | 7 |
| 2 Matériel & méthode | 9 |
| 2.1 Modalité de définition d'une espèce | 9 |
| 2.1.1 Caractères pris en compte | 9 |
| 2.1.2 Plasticité et études morphométriques | 12 |
| 2.2 Description | 13 |
| 2.3 Répartition | 13 |
| 2.4 Choix de la classification | 16 |
| 3 Systématique des espèces étudiées | 16 |
| 3.1 Ostreacea Rafinesque, 1815 | 16 |
| 3.1.1 Gryphaeidae Vyalov, 1936 | 16 |
| 3.1.1.1 Pycnodonteinae Stenzel, 1959 | 16 |
| 3.1.1.2 Exogyrinae Vyalov, 1936 | 24 |
| 3.1.1.3 Gryphostreinae Conrad, 1865 | 33 |
| 3.1.2 Ostreidae Rafinesque, 1815 | 34 |
| 3.1.2.1 Crassostreinae Torigoe, 1981 | 34 |
| 3.1.2.2 Ostreinae Rafinesque, 1815 | 38 |
| 3.1.2.3 Lophinae Vyalov, 1936 | 39 |
| 4 Conclusions | 45 |
| 4.1.1 Répartition stratigraphique des ostréidés | 45 |
| 4.1.2 Répartition paléogéographique des ostréidés | 46 |
| Chapitre II : Cadre géologique | 47 |
| 1 Introduction | 49 |
| 2 Matériel & méthodes | 49 |
| 2.1 Méthodes | 49 |
| 2.1.1 Récolte et comptage des faunes | 49 |
| 2.2 Cadre géologique | 50 |
| 2.2.1 Le Cénomano-Turonien nord-aquitain | 50 |
| 2.2.2 Le Campanien supérieur nord-aquitain | 52 |
| 2.2.3 Le Mio-Pliocène andalous | 54 |
| 2.2.3.1 Le bassin de Sorbas | 54 |
| 2.2.3.2 Le bassin de Vera | 57 |
| 3 Résultats | 57 |
| 3.1 Le Cénomano-Turonien nord-aquitain | 57 |
| 3.1.1 Cadeuil | 57 |
| 3.1.2 Archingeay | 59 |
| 3.1.3 Fouras « Bois-vert » | 62 |

| | | |
|--------|---|-----|
| 3.1.4 | Fouras-Cadoret | 64 |
| 3.1.5 | Fouras « Fort Vaubant » | 66 |
| 3.1.6 | Ile d'Aix | 68 |
| 3.1.7 | Falaise de Piédemont | 70 |
| 3.1.8 | Ile d'Oléron | 72 |
| 3.1.9 | Ile Madame | 75 |
| 3.1.10 | Carrière de St Estèphe et ancienne carrière de Roulet | 77 |
| 3.1.11 | Falaise de Port-des-Barques | 80 |
| 3.1.12 | La Vallée | 81 |
| 3.2 | Le Campanien supérieur aquitain | 83 |
| 3.2.1 | Falaise de Barzan, « le Pilou » | 83 |
| 3.2.2 | Falaise du Caillaud | 84 |
| 3.2.3 | Talmont « église » | 86 |
| 3.2.4 | Mescher « Les Nonnes » et « Les Pêcheries » | 88 |
| 3.2.5 | Falaise de Suzac | 90 |
| 3.2.6 | Archiac | 92 |
| 3.3 | Le Mio-Pliocène andalous | 93 |
| 3.3.1 | Paso de Almocaizar | 93 |
| 3.3.2 | La Mela | 95 |
| 3.3.3 | Los Lobos | 96 |
| 3.3.4 | Cerro Mandras | 98 |
| 3.3.5 | Ravin de Vereda | 99 |
| 3.3.6 | Ravin de La Lava | 102 |
| 3.3.7 | Los Yesos | 104 |
| 3.3.8 | Las Roderas | 106 |
| 3.3.9 | El Pilarico | 109 |

Chapitre III : Typologie des assemblages d'ostréidés et interprétations paléoenvironnementales **111**

| | | |
|-----------|---|-----|
| 1 | Introduction | 113 |
| 2 | Matériel et Méthodes | 113 |
| 2.1 | La morphologie de l'assemblage | 114 |
| 2.2 | L'autochtonie des faunes | 114 |
| 2.3 | L'enregistrement du temps dans les assemblages : la condensation & l'amalgame temporel | 118 |
| 2.3.1 | Condensation | 118 |
| 2.3.2 | L'amalgame temporel ou «Time-averaging» | 119 |
| 3 | Typologie des assemblages | 122 |
| 3.1 | Assemblages 3D | 122 |
| 3.1.1 | Assemblages 3D de faunes autochtones | 122 |
| 3.1.1.1 | 3D Census assemblages | 122 |
| 3.1.1.1.1 | Définition et propriétés | 122 |
| 3.1.1.1.2 | Exemple 1 : les lumachelles à <i>Pycnodonte</i> du Cénomanien supérieur | 124 |
| 3.1.1.1.3 | Exemple 2 : les lumachelles de la falaise de Suzac | 125 |
| 3.1.1.1.4 | Exemple 3 : les lumachelles à <i>Crassostrea</i> du Messinien andalous | 126 |

| | |
|--|-----|
| 3.1.1.2 3D Within habitat time averaged assemblage (assemblage 3D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat) | 127 |
| 3.1.1.2.1 Définition et propriétés | 127 |
| 3.1.1.2.2 Exemple 1 : une intercalaire argileux du Cénomanién inférieur sur l'Ile Madame | 128 |
| 3.1.1.2.3 Exemple 2 : les lumachelles à huîtres et pectinidés de la coupe du Cerro Mandras (Messinien) | 128 |
| 3.1.1.3 3D Multi habitat time averaged assemblage (assemblage 3D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents) | 129 |
| 3.1.1.3.1 Définition et propriétés | 129 |
| 3.1.1.3.2 Exemple 1 : la lentille marneuse de l'Ile Madame | 130 |
| 3.1.1.3.3 Exemple 2 : la « queue » du <i>Porites</i> de Cerro Mandras | 130 |
| 3.1.2 Assemblages 3D de faunes allochtones | 130 |
| 3.1.2.1 Définition et propriétés | 130 |
| 3.1.2.2 Facteurs abiotiques | 131 |
| 3.1.2.2.1 Exemple 1 : Les lumachelles cénomaniennes de Port-des-Barques | 131 |
| 3.1.2.2.2 Exemple 2 : les obliques à huître de Talmont église (C VIb, Campanien supérieur) | 133 |
| 3.1.2.2.3 Exemple 3 : le conglomérat basal de Los Yesos | 133 |
| 3.1.2.3 Facteurs biotiques | 133 |
| 3.1.2.3.1 Exemple 1 : la barre à <i>Thalassinoïdes</i> B1 de Fouras Bois-Vert (Cénomanién inférieur) | 133 |
| 3.1.2.3.2 Exemple 2 : le <i>Porites</i> de la coupe du Cerro Mandras (Messinien) | 134 |
| 3.2 Assemblages 2D | 135 |
| 3.2.1 Assemblages de faunes autochtones | 135 |
| 3.2.1.1 Présentation | 135 |
| 3.2.1.1.1 2D Census assemblages | 136 |
| 3.2.1.1.2 2D Within habitat time averaged assemblage (assemblage 2D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat) | 137 |
| 3.2.1.1.3 2D Multi habitat time averaged assemblage (assemblage 2D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents) | 139 |
| 3.2.1.2 Caractérisation de ces assemblages 2D | 140 |
| 3.2.2 Assemblages 2D de faunes allochtones | 143 |
| 3.2.2.1 Exemple : les lumachelle à <i>Pycnodonte biauriculata</i> | 143 |
| 4 Conclusions | 144 |

Chapitre IV : Distribution et organisation séquentielle des faciès à ostréidés

149

| | |
|---|-----|
| 1 Introduction | 149 |
| 2 Analyse séquentielle des terrains étudiés | 151 |
| 2.1 Analyse du Cénomanién | 151 |
| 2.1.1 Evolution séquentielle du Cénomanién | 151 |
| 2.1.2 Evolution des environnements et des profils de dépôts | 154 |

| | | |
|---------|---|-----|
| 2.1.3 | Comportements remarquables de certaines espèces d'ostreïdés au sein de ces variations séquentielles | 155 |
| 2.1.3.1 | <i>Rhynchostreon suborbiculatum</i> | 155 |
| 2.1.3.2 | Les <i>Rastellum</i> | 155 |
| 2.2 | Analyse du Campanien | 157 |
| 2.2.1 | Evolution séquentielle du Campanien | 157 |
| 2.2.2 | Comportements remarquables de certaines espèces d'ostreïdés au sein de ces variations séquentielles | 159 |
| 2.2.2.1 | La compétition <i>Pycnodonte vesicularis</i> / <i>Ceratostreon pliciferum</i> | 159 |
| 2.2.2.2 | <i>Ceratostreon pliciferum</i> et les groupes « traces » | 160 |
| 2.3 | Analyse séquentielle du Néogène final | 162 |
| 2.3.1 | Analyse séquentielle du Néogène final | 162 |
| 2.3.2 | Comportement remarquable de certaines espèces d'ostreïdés au sein de ces variations séquentielles | 163 |
| 2.3.2.1 | La compétition entre <i>Ostrea lamellosa</i> et <i>Crassostrea gryphoides</i> | 163 |
| 2.3.2.2 | La compétition entre <i>Ostrea lamellosa</i> et les <i>Neopycnodonte</i> | 164 |
| 2.3.2.3 | Les <i>Ostrea lamellosa</i> en contexte de plateformes récifales progradantes | 166 |
| 2.4 | Géométrie des assemblages et définition des surfaces stratigraphiques remarquables | 167 |
| 2.4.1 | Principe | 167 |
| 2.4.2 | Limite de validité | 170 |
| 3 | Distribution autécologique des ostréïdés | 171 |
| 3.1 | Les espèces cénomaniennes | 174 |
| 3.1.1 | <i>Pycnodonte (Pycnodonte) biauriculata</i> (Lamarck, 1819) | 174 |
| 3.1.2 | <i>Pycnodonte (Phygraea) vesicularis</i> (Lamarck, 1819) | 174 |
| 3.1.3 | <i>Rhynchostreon suborbiculatum</i> (Lamarck, 1801) | 174 |
| 3.1.4 | <i>Ceratostreon flabellatum</i> (Goldfuss, 1833) | 175 |
| 3.1.5 | <i>Rastellum (Arctostrea) carinatum</i> (Lamarck, 1806) | 176 |
| 3.1.6 | <i>Rastellum (Rastellum) diluvianum</i> (Linné, 1767) | 176 |
| 3.1.7 | <i>Gyrostrea delectrei</i> (Coquand, 1862) | 176 |
| 3.1.8 | <i>Curvostrea rouvillei</i> (Coquand, 1862) et <i>Acutostrea aff. incurva</i> (Nilson, 1827) | 177 |
| 3.2 | Les espèces campaniennes | 177 |
| 3.2.1 | <i>Hytissa semiplana</i> (Sowerby, 1825), <i>Rastellum deshayesi</i> (Fisher de Waldheim, 1835) et <i>Agerostrea unguolata</i> (Schlotheim, 1813) | 177 |
| 3.2.2 | <i>Ceratostreon pliciferum</i> (Dujardin, 1837) | 177 |
| 3.3 | Les espèces du Néogène terminal | 177 |
| 3.3.1 | <i>Hytissa hyotis</i> (Linné, 1758) | 178 |
| 3.3.2 | <i>Neopycnodonte cochlear</i> (Poli, 1791) et <i>Neopycnodonte navicularis</i> (Brocchi, 1814) | 178 |
| 3.3.3 | <i>Crassostrea gryphoides</i> (Schlotheim, 1813) | 178 |
| 3.3.4 | <i>Ostrea lamellosa</i> (Brocchi, 1814) | 179 |
| 4 | Relation entre les huîtres et quelques autres groupes remarquables | 179 |
| 4.1 | Les Rudistes cénomaniens | 179 |
| 4.1.1 | Relation Huîtres/Rudistes | 180 |
| 4.1.1.1 | Des huîtres au service des rudistes : les « micro-patch » bio-construits du Céno-manien basal | 180 |

| | |
|---|-----|
| 4.1.1.2 Des rudistes au service des huîtres : Ichthyosarcoules triangularis et Sphaerulites foliaceus | 181 |
| 4.1.1.3 De réelles compétitions huître / rudiste : les biostromes à rudistes (Cénomanién moyen) et à huîtres (Cénomanién supérieur) | 182 |
| 4.1.1.4 Synthèse | 183 |
| 4.2 Les échinides messiniens | 183 |
| 4.2.1 Paléocéologie des échinides messiniens | 183 |
| 4.2.2 Relation Huîtres/échinides | 185 |
| 4.3 Autres organismes : les prédateurs d'huîtres | 187 |
| 4.3.1 Les Astérides | 187 |
| 4.3.2 Les poissons | 188 |
| 4.3.2.1 Les « faluns » d'Archingeay de sa « nurserie » à sélaciens | 189 |
| 4.3.2.2 Le Cénomanién supérieur et sa faune à Pycnodontiformes | 189 |
| 4.3.2.3 Le Campanien supérieur | 191 |
| 4.3.3 Les organismes foreurs | 191 |
| 5 Conclusions séquentielles | 192 |

Chapitre V : Enregistrements des fluctuations paléoenvironnementales par les coquilles : données sclérochronologique et isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ & $\delta^{18}\text{O}$) 195

| | |
|--|-----|
| 1 Introduction | 197 |
| 1.1 Problématique | 197 |
| 1.2 la coquille des bivalves | 198 |
| 1.2.1 Structure de la coquille | 198 |
| 1.2.1.1 Le périostacum | 198 |
| 1.2.1.2 Les couches prismatiques | 198 |
| 1.2.1.2.1 Minéralogie | 198 |
| 1.2.1.2.2 Structure | 200 |
| 1.2.1.3 La nacre | 200 |
| 1.2.2 Processus de minéralisation de la coquille | 200 |
| 1.2.2.1 Le manteau | 200 |
| 1.2.2.2 La cavité extrapalléale | 201 |
| 1.2.2.3 Édification et agencement des cristaux dans la coquille | 201 |
| 2 Analyse sclérochronologique | 202 |
| 2.1 Problématique | 202 |
| 2.2 Méthodologie | 201 |
| 2.2.1 Matériel | 202 |
| 2.2.2 Préparation et observation du matériel | 203 |
| 2.2.3 Modèle de croissance de Von Bertalanffy | 203 |
| 2.3 Résultats | 204 |
| 2.3.1 Rythmicité de la croissance coquillière | 204 |
| 2.3.2 Modélisation de la courbe de croissance | 207 |
| 2.4 Discussion | 210 |
| 2.4.1 Le site de Roulet (C4) : une population à faible vitesse de croissance | 210 |
| 2.4.2 Le site de La Dionnière : une population à forte vitesse de croissance | 210 |
| 2.4.3 Les populations à vitesse de croissance « moyenne » | 211 |

| | | |
|-----------|--|-----|
| 2.5 | Synthèse | 212 |
| 3 | Analyses géochimiques | 213 |
| 3.1 | Introduction | 213 |
| 3.2 | Méthodologie générale | 214 |
| 3.2.1 | Les isotopes stables | 214 |
| 3.2.1.1 | Principe | 214 |
| 3.2.1.2 | Méthodes de prélèvements et d'analyse | 215 |
| 3.2.2 | Vérification de la diagenèse | 216 |
| 3.2.2.1 | Observation macroscopique | 216 |
| 3.2.2.2 | Cathodoluminescence | 216 |
| 3.2.2.3 | Analyse du sédiment encaissant | 218 |
| 3.3 | Calibrage actuel | 218 |
| 3.3.1 | Choix d'un analogue actuel | 219 |
| 3.3.2 | Données environnementales actuelles et prédiction du $\delta^{18}O_{CaCO_3}$ | |
| attendu | | 221 |
| 3.3.3 | Résultat | 222 |
| 3.3.3.1 | Coquilles NP1, NP2 et NP3 | 222 |
| 3.3.3.2 | Coquille Unep7 | 225 |
| 3.3.4 | Discussion | 225 |
| 3.3.5 | Conclusions | 226 |
| 3.4 | Coquilles fossiles | 227 |
| 3.4.1 | Analyse de la variation du signal inter-groupe | 227 |
| 3.4.1.1 | Choix du matériel étudié | 227 |
| 3.4.1.2 | Résultats | 229 |
| 3.4.1.2.1 | Diagenèse | 229 |
| 3.4.1.2.2 | $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ | 229 |
| 3.4.1.3 | Discussion | 231 |
| 3.4.1.4 | Conclusion | 231 |
| 3.4.2 | Analyse des variations climatiques au Cénomanién et au Campanien | 232 |
| 3.4.2.1 | Diagenèse | 233 |
| 3.4.2.2 | $\delta^{18}O$ et $\delta^{13}C$ | 234 |
| 3.4.2.3 | Discussion | 236 |
| 3.4.2.3.1 | Environnement cénomanién | 236 |
| 3.4.2.3.2 | Environnement campanien | 239 |
| 4 | Conclusions | 239 |

Conclusions & perspectives **241**

Références bibliographiques **247**

Planches **263**

Liste des symboles et des abréviations

| | | Crétacé supérieur | | Néogène final | | |
|----------------------|---|-------------------------------------|---------------------------------------|---|--------------------------------------|-----------------------------|
| Cartouches d'huîtres | | <i>Pycnodonte biauriculatum</i> | | | <i>Neopycnodonte navicularis</i> | |
| | | <i>Pycnodonte vesicularis</i> | | | <i>Neopycnodonte cochlear</i> | |
| | | <i>Hyotissa semiplana</i> | | | <i>Hyotissa hyotis</i> | |
| | | <i>Rhynchostreon suborbiculatum</i> | | | <i>Crassostrea gryphoides</i> | |
| | | <i>Ceratostreon flabellatum</i> | | | <i>Ostrea lamellosa</i> | |
| | | <i>Ceratostreon pliciferum</i> | | | <i>Ostrea lamellosa var. bobayei</i> | |
| | | <i>Gyrostra delectrei</i> | | | | |
| | | <i>Curvostrea rouvillei</i> | | | | |
| | | <i>Acutostrea aff. incurva</i> | | | | |
| | | <i>Rastellum carinatum</i> | | | | |
| | | <i>Rastellum diluvianum</i> | | | | |
| | | <i>Rastellum deshayesi</i> | | | | |
| | | <i>Agerostrea unguata</i> | | | | |
| Faunes associées | lamellibranchées | | <i>Ichthyosarcolites triangularis</i> | | <i>Pecten</i> | |
| | | | <i>Sphaerulites foliaceus</i> | | <i>Amussium cristatum</i> | |
| | | | <i>Radiolites sp.</i> | | | |
| | échinodermes | | <i>Echinochorys sp.</i> | | <i>Clypeaster sp.</i> | |
| | | | <i>Micraster sp.</i> | | <i>Schyzaster sp.</i> | |
| | | | <i>hemiaster (Bolbaster) sp.</i> | | <i>Brissopsis sp.</i> | |
| | | | <i>Nucleopygus sp.</i> | | <i>Arbacia et Psammechinus</i> | |
| | divers | | Brachiopodes | | Constructions hermatypique | |
| | | | Vertébrés | | Brachiopodes | |
| | | | Bryozoaires | | Gasteropodes | |
| | | | Cephalopodes | | | |
| | Lithologies | | Argile | | Marnes | |
| | | Silt | | Calcaires marneux | | Diatomites |
| | | Sables fins | | Calcaires lités | | Glaucanie |
| | | Sables moyens | | Calcaires massifs | | Oolithes |
| | | Sables grossiers | | Calcaires bioclastiques | | Lignite |
| | | Micro conglomérats | | Calcaire à algues | | Pyrite |
| | | Conglomérats | | Calcaire en "Lauze" | | |
| | | | | | | |
| Figures remarquables | | Sillons d'érosion | | Fond durci | | Thalassinoides |
| | | Rides 2D | | Poupées carbonatées | | Skolitos |
| | | Rides 3D | | Lumachelles | | Surface bioturbée/encroutée |
| | | HCS | | | | |
| | | | | | | |
| Assemblages | 3D census : Assemblage Census en 3D | | | 2D census : Assemblage Census en 2D | | |
| | 3D W TA : Within Habitat Time Average Assemblage en 3D | | | 2D W TA : Within Habitat Time Average Assemblage en 2D | | |
| | 3D M TA : Multi Habitat Time Average Assemblage en 3D | | | 2D M TA : Multi Habitat Time Average Assemblage en 2D | | |
| | 3D allo : Assemblage de faunes allochtones en 3D | | | 2D allo : Assemblage de faunes allochtones en 2D | | |
| Echelle | | | | | | 2 mètres |

Introduction générale

Introduction générale

La reconstitution des environnements passés constitue l'une des problématiques majeures des paléontologues actuels. Comprendre quelles étaient jadis les conditions de vie sur terre et comment elles changèrent au cours du temps est l'une des clefs permettant de mieux comprendre notre environnement présent. Pour ce faire, il paraît nécessaire de se doter d'outils précis pour appréhender finement toutes les fluctuations paléoenvironnementales enregistrées dans les archives sédimentaires.

L'intérêt des bivalves dans les reconstitutions paléoenvironnementales n'est chez de nombreux groupes plus à démontrer (pectinidés, inocérames,...). En tant qu'organismes benthiques sessiles, ils sont inféodés à des paramètres environnementaux précis et témoignent par leur présence de conditions environnementales particulières. Leur répartition spatiale ainsi que leur diversité spécifique et intra-spécifique sont généralement étroitement liées aux contraintes environnementales, tant sur le plan de la qualité des eaux (salinité, température, turbidité, oxygénation,...) qu'au niveau de la qualité du substrat (granulométrie, induration, topographie,...).

Cette étude s'est donc portée sur l'une des superfamilles composant ce groupe, les *Ostreacea*. Elle a pour objectif principal de savoir si les huîtres peuvent devenir de bons marqueurs paléoenvironnementaux. En effet, les travaux effectués sur ce groupe ne semblent pas avoir jusqu'alors suscitées autant d'engouement que ceux réalisés sur les échinides, les brachiopodes ou quelques autres groupes de bivalves...

Il faut en effet concéder que ce groupe n'est pas de prime abord le plus attrayant. Son caractère polymorphe pose fréquemment des problèmes d'ordre systématique (Carter, 1968) et son étonnant succès biologique (en terme de nombre d'individus par coupe géologique) n'est pas proportionnel à sa diversité : comment travailler sur des reconstitutions paléoécologiques avec un groupe qui ne présente que trois ou quatre espèces récurrentes pour un période géologique donnée ? Plusieurs méthodes d'approches réalisées à divers échelles ont donc été abordées dans cette étude afin de tester l'intérêt paléoécologique de ce groupe.

Le premier chapitre s'attachera tout d'abord à présenter la systématique des différentes espèces étudiées. Si ce premier travail peut apparaître comme une réelle difficulté au regard de l'importance du xénomorphisme chez les huîtres, l'impact de ce caractère est pondéré par l'impressionnante stabilité morphologique des espèces au cours du temps. Chacune d'entre elles peut donc ainsi être clairement définie, tout comme les éventuelles variabilités morphologiques quelles peuvent décliner.

Dans une seconde partie, seront examinés les différents terrains géologiques servant de cadre à cette étude. Cette thèse a en effet pour support un important travail de terrain. La trentaine de coupes levées et échantillonnées permettent ainsi de véritablement s'assurer des conditions limites d'implantation de chacune des espèces et de palier ainsi aux problèmes d'enregistrements sédimentaires. Deux terrains d'études couvrant chacun deux périodes géologiques bien différentes seront abordés : le premier est issu des séries du Crétacé supérieur de nord-est du Bassin Aquitain (les Charentes, SO France) et le deuxième des séries du Néogène supérieur du Bassin de Sorbas (Andalousie, SE Espagne). L'étude de ces deux périodes devrait alors permettre de se faire une idée plus large sur les mécanismes régissant l'implantation des huîtres.

Dans une troisième partie, il s'agira de réaliser une étude taphonomique des divers assemblages d'huîtres rencontrés. En effet, si les bancs contenant des huîtres dans les séries sédimentaires sont très nombreux, tous n'ont pas la même origine et n'ont donc pas le même intérêt en terme de reconstitutions paléoenvironnementales. Il s'agira de recenser ces différents types d'assemblages et d'en établir une « typologie » en fonction de ce qu'ils peuvent apporter.

Dans une quatrième partie seront menées des analyses synécologiques et autécologiques des différents sites étudiés. Il s'agira tout d'abord de comprendre comment ces différents assemblages d'ostreïdés réagissent suite aux fluctuations séquentielles du niveau marin et dans une plus large mesure de mettre en évidence leurs intérêts en paléoécologie séquentielle. Par la suite, un modèle de distribution des espèces d'huîtres sera établi en fonction des critères océanographiques, édaphiques et bathymétriques du milieu. Enfin, la distribution des huîtres sera confrontée à celle de certains de leurs contemporains telles que les faunes d'échinides ou les faunes prédatrices d'ostreïdés.

Dans une cinquième partie, une double approche réalisée à l'échelle de la coquille sera abordée. Il s'agira dans un premier temps de savoir si les huîtres peuvent être utilisées pour des analyses géochimiques en isotopes stables (C&O) à l'échelle de leurs stries de croissance. Les modalités de l'enregistrement des signaux isotopiques seront abordées et le calibrage d'une pycnodonte actuelle sera effectué. A cette première étude sera jointe une analyse sclérochronologique (analyse des incréments coquilliers) chez l'espèce bioconstructrice *Pycnodonte biauriculata*.

Chapitre I

Systematique des Ostréidés

Systématique des Ostréidés

1 Historique

Les huîtres furent regroupées pour la première fois sous le terme d'*Ostrea* par Linné en 1758 : « *Animal tethys, testa bavalvis, inaequivalvi sub aurita ; cardo edentulis, possula cava ornata, striisque lateralibus transversis ; vulva anusve nullus* ». La conception du groupe était large et imprécise puisque plusieurs véritables *Ostrea* étaient classées dans les genres *Mytilus* et *Anomia*, alors qu'à l'inverse, plusieurs autres espèces qui n'en sont pas se sont retrouvées classées dans le groupe des *Ostrea*.

Suite aux travaux de Bruguière (1791), Lamarck (1801, 1819) approfondi notablement la classification des ostréidés. Il est à l'origine de la création du groupe des *Gryphaea*, de la séparation des *Pecten*. Par la suite, un important travail réalisé par Raulin et Delbos (1855) vint corriger plusieurs erreurs. En se basant sur la seule étude des huîtres tertiaires d'Aquitaine, ils créèrent une classification définissant trois sous-genres (*Ostrea*, *Gryphaea* et *Exogyra*) et huit subdivisions dont sept correspondent actuellement aux genres *Pycnodonte*, *Gryphaeostrea*, *Crassostrea*, *Ostrea*, *Cubitostrea*, *Saccostrea*, *Lopha*. Leur classification ne prend plus seulement en compte la morphologie externe mais s'attache également à trouver des caractères stables tels que la « configuration de la surface ligamentaire » et le « crochet ».

Au cours de ce siècle, plusieurs auteurs ont également contribué à l'étude des ostréidés et ont ainsi laissé leur nom à la postérité. On peut ainsi nommer : Say (1820) pour le groupe *Exogyra*, Fisher de Waldheim, pour les groupes *Amphidonte* (1829) et *Pycnodonte* (1835) ; Bayle, pour les groupes *Aetostreon* (1878), *Ceratostreon* (1878), *Rhynchostreon* (1878) ; Sacco pour les groupes *Alectryonella* (1897) *Crassostrea* (1897) et *Cubitostrea* (1897).

Par la suite, Vyalov (1936, 1937, 1948) contribua également, à sa manière, à une meilleure compréhension du groupe des ostréidés. Par l'étude morphologique de ce groupe (et en particulier des caractères de la valve supérieure), il fut à l'origine de la création de 27 nouveaux taxons et de la réhabilitation de nombreux noms tombés en synonymie. La refonte totale de la classification qu'il réalisa fut sévèrement critiquée par Ranson (1943, 1948) et Stenzel (1971) par le principal fait que les caractères pris en compte dans ses études ne sont pas exhaustifs. Il ne tenait pas compte d'observations de la structure interne de la coquille, de la structure de l'aire ligamentaire, de la forme de l'empreinte musculaire, de la présence de chomatas... De plus, bien qu'il ait introduit de nombreux nouveaux groupes, certains autres jusqu'alors bien reconnus (tel que les pycnodontes) ont été totalement occultés.

La classification proposée par Stenzel (1971) reste à l'heure actuelle une référence pour les ostréidés tant dans la communauté des biologistes que dans celle des paléontologues. Ce succès vient probablement du fait que cette classification est avant tout très fonctionnelle. Elle résulte de l'utilisation conjointe de plusieurs caractères issus d'une liste quasi exhaustive tirée d'observations effectuées tant sur le fossile que sur le vivant (structure interne des parties molles, structure minéralogique et morphologique de la coquille, combinaison des caractères et étude de leur dépendance).

Quelques études plus récentes viennent compléter les travaux de Stenzel. On peut notamment citer le travail de Freneix et Viaud (1986) qui introduisit la sous-famille des *Gryphaeostreinae* au sein des *Gryphaeidae* et celui de Harry (1985) qui réalisa une classification d'après les huîtres actuelles qu'il put observer. La dernière étude conséquente en date fut réalisée par Malchus (1990) qui effectua une synthèse entre les classifications de

Harry (1985) et Stenzel (1971) tout en créant une nouvelle famille, les Palaeolophidae, et une nouvelle sous-famille au sein des Ostreidae, les Liostreinae.

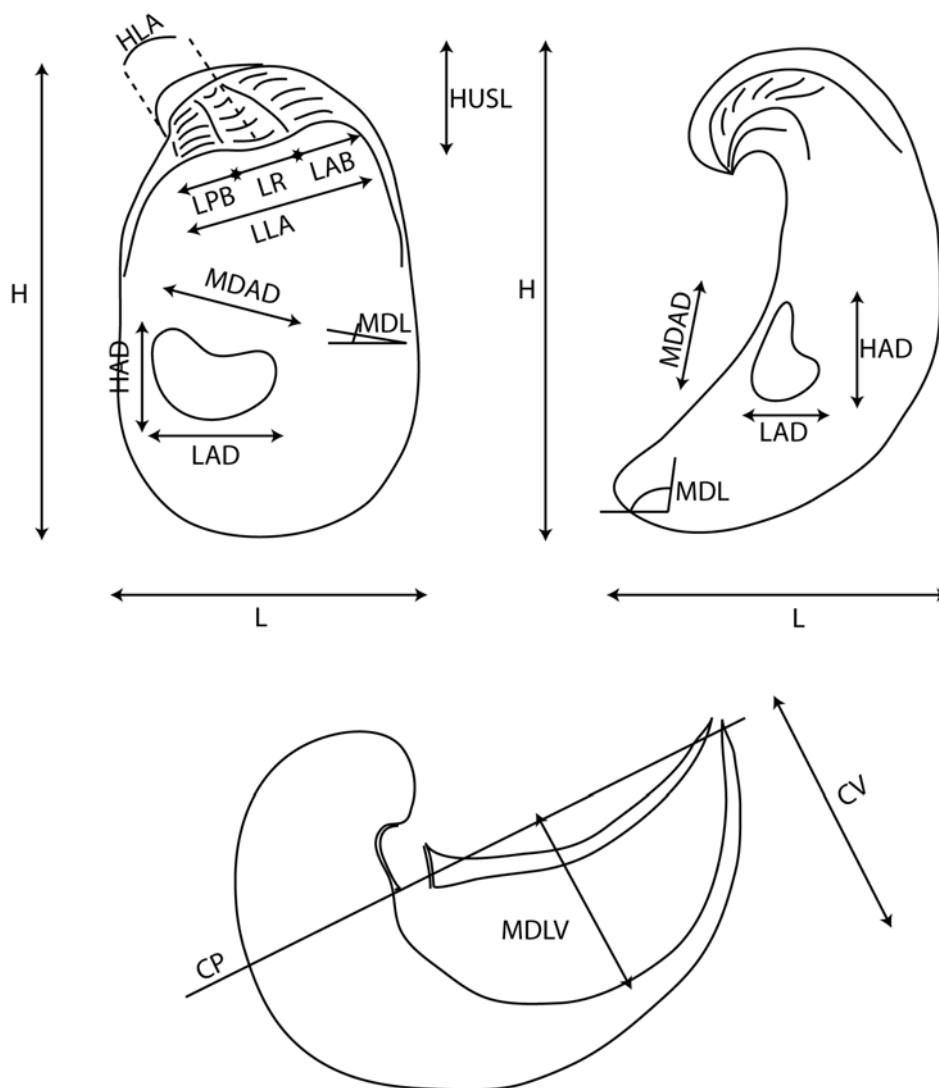


Figure 1 : Mesures de quelque paramètres de la coquille chez une huître (Stenzel, 1990)
 CP= Plan commissural (commissural plane) ; CV= Convexité (convexity) ; HAD= Hauteur de l'empreinte musculaire (height of adductor muscle scar) ; HLA= Hauteur de l'aire ligamentaire (height of ligamental area) ; HUSL= Hauteur de l'umbo (height of umbo) ; L= Largeur (length) ; LAB= Largeur du bourlet antérieur (length of anterior spondylium) ; LAD=Largeur de l'empreinte musculaire (length of adductor scar) ; LLA=Largeur de l'aire ligamentaire (length of ligamental area) ; LPB=Largeur du bourlet postérieur (length of posterior spondylium) ; LR=Largeur du résilifère (length of resilifer) ; MDAD= Diamètre maximum de l'empreinte musculaire (maximum diameter of muscle scar) ; MDL=Angle entre MDAD et L (angle between MDAD and L) ; MDLV=Profondeur maximale de la valve gauche (maximum depth of left valve)

2 Matériel et méthode

2.1 *Modalité de définition d'une espèce*

2.1.1 Caractères pris en compte

La notion d'espèce en paléontologie est basée avant tout sur la reconnaissance d'une somme de caractéristiques morphologiques externes ou internes. Les huîtres n'échappent évidemment pas à cette règle. La liste des caractères classiquement retenus peut être énumérée ici.

- (1) **Mensurations générales de la coquille.** Plusieurs études biométriques ont pu être réalisées sur des paramètres très classiques tels que la hauteur, la largeur, la concavité, l'épaisseur, l'enroulement ou la profondeur de la valve. Malchus (1990), pour les besoins de son étude systématique a réalisé des séries de mesures plus complexes, mais souvent bien moins accessibles que celles précédemment citées (fig. 1-1). Pour des raisons d'abondance de matériel et de reproductibilité des mesures, la plupart de ces études portent préférentiellement sur la valve gauche de la coquille. Ces variables sont continues et donc susceptibles d'être traitées de manière quantitative.
- (2) **Forme et position de l'empreinte musculaire principale et de l'empreinte du muscle de Quenstedt.** Même s'il existe une grande disparité de forme de ces muscles entre les différentes espèces, l'empreinte musculaire reflète la place du muscle dans la coquille et reste l'une des dernières traces de l'agencement des parties molles dans la coquille. Ces données peuvent être traitées de manière quantitative (largeur, hauteur, inclinaison, position relative de l'empreinte...) mais également de manière qualitative (empreinte ronde, ovale, biconcave, en virgule ou réniforme).
- (3) **Forme du crochet.** Composé de trois parties (un résilifère central, un bourrelet antérieur et un bourrelet postérieur), le crochet est là encore une source de grande variété morphologique. Si la taille et la largeur de celui-ci peuvent être plus ou moins aisément mesurées selon les espèces, il est possible de définir plusieurs classes de forme (de type ostréiforme, gyrostréiforme, turkostréiforme, exogyriiforme et gryphaeiforme) (fig. 1-2).
- (4) **Enroulement de la coquille.** Ce critère n'est évidemment pas indépendant de la forme du crochet mais permet justement d'imaginer de quel type il peut être lorsque celui-ci n'est pas visible. Il s'agit simplement de juger de l'importance de l'enroulement de la coquille et si celui-ci est orthogyre ou non (permettant ainsi de différencier les Gryphaeinae et Pycnodonteinae des Exogyrinae). Ce caractère est cependant très relatif puisque certains individus normalement orthogyres sont, par le biais du xénomorphisme qui les affecte, parfois sujets à une croissance légèrement déjetée.
- (5) **Ornementation externe.** Sous cette appellation se regroupent des spécificités du test aussi diverses que la présence de traces de colorations, de plis, d'épines hyotes, de lamelles de croissances... Ces caractères sont plus ou moins variables d'un individu à l'autre mais peuvent tout de même être une source d'information.

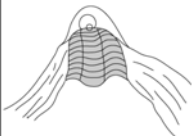




| | | gryphaéiforme | exogyriforme | turkostréiforme | gyrostréiforme | ostréiforme | |
|---|---|---------------|---|---|---|---|-------------------------------------|
|  | | |  |  |  |  | <i>Pycnodonte biauriculata</i> |
| | ● | | | | | ● | <i>Pycnodonte vesicularis</i> |
| | ● | | | | | ● | <i>Hytissa semiplana</i> |
| | | | | | | ● | <i>Hytissa hyotis</i> |
| | ● | | | | | ● | <i>Neopycnodonte cochlear</i> |
| | ● | | | | | ● | <i>Neopycnodonte navicularis</i> |
| | | | ● | | | | <i>Rhynchostreon suborbiculatum</i> |
| | | | ● | | | | <i>Cerastreon flabellatum</i> |
| | | | ● | | | | <i>Cerastreon pliciferum</i> |
| | | | | | ● | ● | <i>Gyrostrea delectrei</i> |
| | | | | | | ● | <i>Curvostrea rouvillei</i> |
| | | | | | | ● | <i>Acutostrea incurva</i> |
| | | | | | ● | ● | <i>Crassostrea gryphoides</i> |
| | | | | | ● | ● | <i>Ostrea lamellosa</i> |
| | | | | | | ● | <i>Rastellum carinatum</i> |
| | | | | | ● | ● | <i>Rastellum diluvianum</i> |
| | | | | | ● | ● | <i>Rastellum deshayesi</i> |
| | | | | | ● | | <i>Agerostrea unguolata</i> |

Figure 1-2 : Types de morphologies de crochets développés par les différentes espèces étudiées.

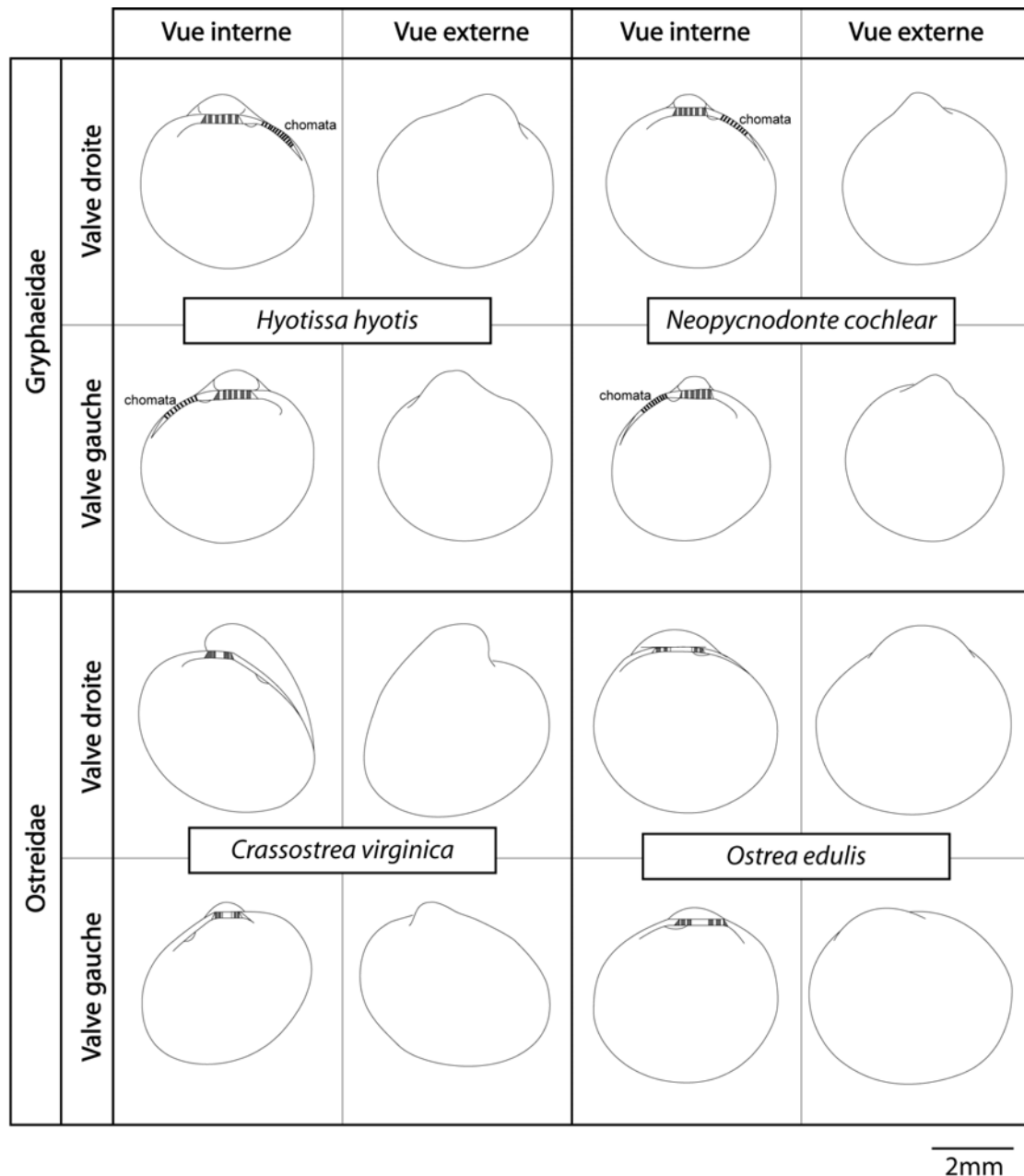


Figure 1-3 : Morphologies de quelques prodossoconques (Ranson, 1960, modifié)

- (6) **Minéralogie et architecture de la coquille.** Si la coquille des ostréidés reste majoritairement composée de calcite, la forme et l'organisation des cristaux qui la composent peuvent différer suivant les groupes. Malchus (1990) a pu en dresser un tableau synthétique pour les principaux groupes d'ostréidés rencontrés dans le Crétacé supérieur. Cette étude reste donc une approche intéressante pour discriminer certains groupes particuliers tels que le genre *Hyotis* qui possède une ornementation externe plissée de type Lophinae et une structure interne composée de couches vésiculaires propre aux Pycnodontinae.
- (7) **Stade larvaire de la coquille.** Dans le but d'étudier des caractères indépendants du milieu, Ranson (1948, 1960) concentra son travail sur l'étude des prodossoconques. A ce stade précoce de développement, l'appareil cardinal n'a pas encore totalement

régressé et l'observation d'une charnière de type taxodonte permet l'étude de caractères supplémentaires : il est ainsi possible de dénombrer le nombre de dents, leur agencement, la présence de chomatas... Ranson (1948,1960) parvient ainsi à établir l'existence de 38 espèces réparties dans trois genres (*Pycnodonta*, *Gryphea* et *Ostrea*) (fig. 1-3). La validité de ces travaux fut en son temps controversée par le fait que Ranson comptait beaucoup sur ses observations pour réaliser des déterminations systématiques au niveau spécifique. Laurain (1971) concluait « il semble qu'il ne faille pas être aussi sévère avec les travaux de Mr G. Ranson. Pourtant, il est probable qu'il ait poussé trop loin ses conclusions quant aux déterminations spécifiques. Les caractères génériques de la prodissoconque paraissent bien fondés et peuvent être conservés ».

- (8) Présence et agencement de chomatas éventuels.** Ces ornements sont des structures exceptionnelles qui ne sont visibles que chez quelques groupes (et de manière quasi-systématique chez les Pycnodontinae). Trois formes de chomatas peuvent exister (Harry, 1985) et certaines espèces peuvent arborer plusieurs de ces formes chez un même individu.

2.1.2 Plasticité et études morphométriques

L'une des caractéristiques propres aux ostréidés est leur grande plasticité morphologique. Certains individus ont même une croissance totalement xénomorphe, moulant ainsi les clastes sur lesquels ils sont venus se fixer tels une racine, un oursin, un gastéropode, un rudiste ou sur le sol (fig. 1-4). Ces moulages sont d'ailleurs souvent de très grande qualité pouvant mener jusqu'à la détermination spécifique de l'organisme ayant servi de collecteur. Il est à noter, à titre d'exemple, que certaines espèces d'ammonites ne sont connues que par les contre-empreintes rencontrées sur les huîtres (Courville, communication personnelle).

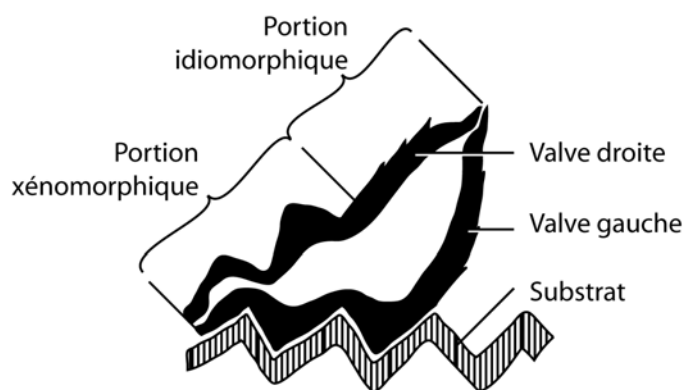


Figure 1-4 : Exemple théorique de xénomorphisme chez les huîtres (d'après Stenzel, 1971).

De telles observations mettent alors en cause la possibilité de pouvoir réaliser des études morphométriques fines. Cela serait oublier l'abondance des huîtres le long des coupes géologiques. Une telle quantité de matériel permet dans un premier temps de sélectionner uniquement les individus automorphes d'une population. Ensuite, les quelques variations morphologiques observables sont plus facilement interprétables car il est bien souvent possible de multiplier les échantillonnages en latéral (pour des interprétations paléoenvironnementales) et en vertical (pour des interprétations phylétiques).

Un tel exemple d'analyse a pu être effectué sur l'espèce *Rhynchostreon suborbiculatum* au cours du CénoMano-Turonien. Au cours de cette période, 35 assemblages ont été étudiés individuellement et comparés entre eux à la fois dans le temps mais aussi dans l'espace. Sur les individus constituant ces assemblages, quatre mesures élémentaires ont été prises : la

hauteur, la largeur, la concavité et la hauteur des costulations qu'elles peuvent former durant le début de leur vie (fig. 1-5a). La mesure de ces quelques paramètres permet de traiter des sujets aussi divers que la taphonomie des assemblages (chapitre 3), l'influence de l'environnement sur la croissance de *Rhynchostreon suborbiculatum* et l'évolution morphologique globale de cette espèce au cours du Cénomano-Turonien

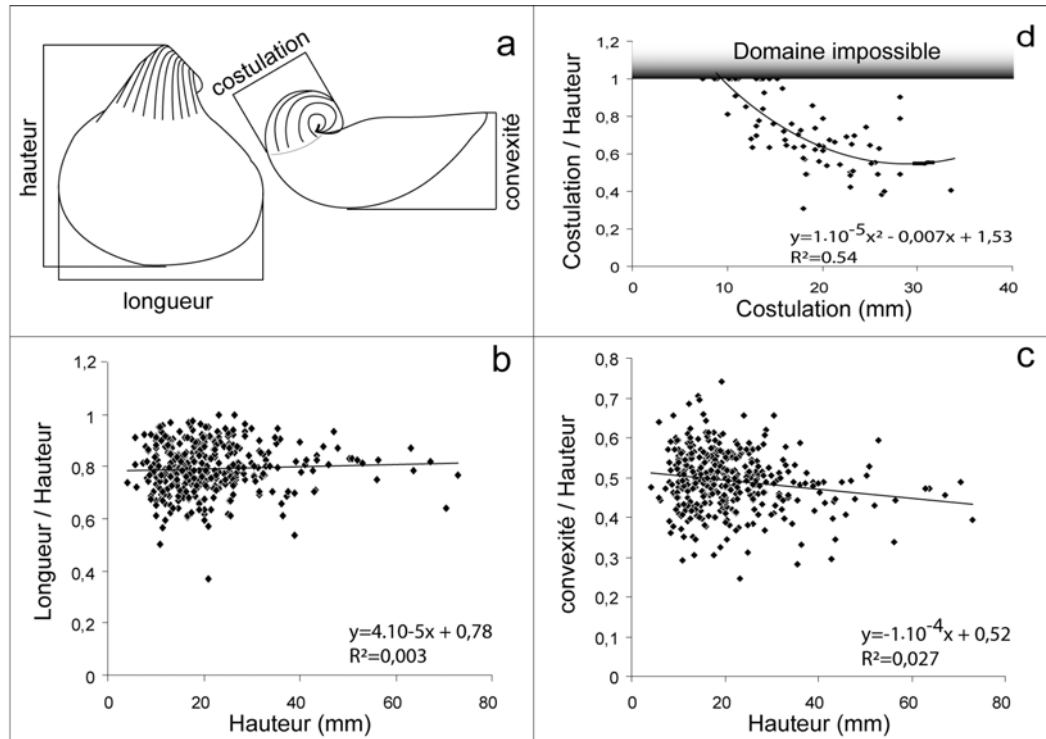


Figure 5 : a) Schéma d'un *R. suborbiculatum* et localisation des mesures réalisées dans cette étude. b), c) et d) Degrés de corrélation entre les paramètres de croissance.

2.2 Description

Avant d'entamer toute étude paléobiologiques, il paraît préalablement nécessaire de définir et de présenter chacune des espèces rencontrées sur les différents terrains d'étude. La description établie ne reprend pas systématiquement tous les caractères énoncés précédemment. Plusieurs d'entre eux sont d'ailleurs plus ou moins implicites par la position de l'espèce dans l'arbre phylogénétique. Leur but n'est pas non plus de paraphraser les descriptions maintenant centenaires de Lamarck, Coquand ou d'Orbigny mais plutôt de présenter des espèces plus ou moins reconnues en s'efforçant d'énoncer les points importants permettant de les différencier les unes des autres. Ainsi, une attention particulière est apportée à l'identification des différentes variations morphologiques intra-spécifiques, qui sont encore à l'origine de trop nombreuses incertitudes sur la classification des huîtres.

2.3 Répartition

Afin de cerner l'importance des huîtres au cours des temps géologiques, un inventaire de la distribution stratigraphique et (paléo)géographique des espèces rencontrées a été réalisé. Ces données sont issues de la littérature (Freneix et Viaud, 1986 ; Malchus, 1996...) et restent sujettes aux interprétations des auteurs. Cette remarque est en particulier valable pour la position stratigraphique des huîtres mentionnées (fig. 1-6), mais également pour la

détermination systématique qui n'a parfois été retrouvée que sous forme de tableaux et de listes fauniques.

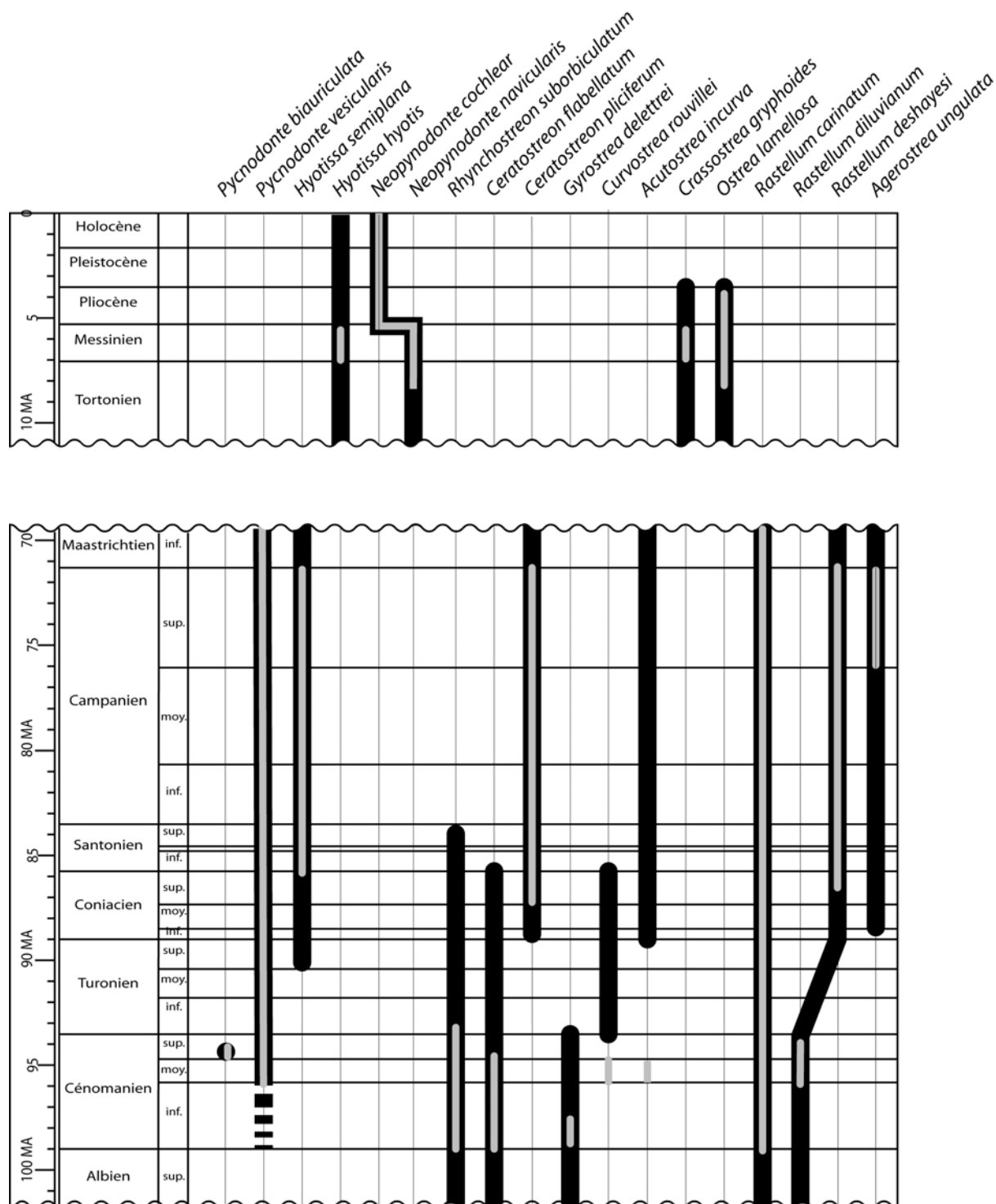


Figure 1-6 : Distribution Stratigraphique des Ostréidés rencontrés.
 en gris : distribution observée
 en noir : distribution décrite dans la littérature

| | | | | | | |
|---------------|---|---|--|---|--|---|
| Classe | Bivalvia , Linné 1758 | | | | | |
| Ordre | Pterioidea , Newell 1965 | | | | | |
| Sous Ordre | Ostreina , Ferussac 1822 | | | | | |
| Super famille | Ostreioidea , Rafinesque 1815 | | | | | |
| Famille | Ostreidae , Rafinesque 1815 | | | Gryphaeidae , Vyalov 1936 | | |
| Sous Famille | Lophinae, Vyalov 1936 | Ostreinae, Rafinesque 1815 | Crassostreinae, Torigoe 1981 | Pycnodonteinae, Stenzel 1959 | Gryphaeinae, Vyalov 1936 | Gryphaeostreinae, Conrad 1865 |
| Genre | Lopha Agerostrea ⁽¹⁾ Alectryonella Cameleolopha Nicaisolopha Rastellum ⁽³⁾ | (Incubateur) Ostrea ⁽¹⁾ Cubitostrea Ferganea Platygena Sokolowia Flemingostrea Kokanostrea Odontogryphea Ostreonella | (Non-incubateur) Acutostrea ⁽¹⁾ Crassostrea ⁽¹⁾ Curvostrea ⁽¹⁾ Pseudoperna Saccostrea Striostrea | Pycnodonte ⁽²⁾ Hyotissa ⁽²⁾ Neopycnodonte ⁽²⁾ Texigryphaea | Gryphaea Africogryphaea Bilobissa Catinula Deltoideum Liostrea Pernostrea Praeexogyra | Exogyra Aetostreon Amphidonte Ceratosstreon ⁽²⁾ Ilymatogyra Nanogyra Planospirites Rhynchostreon ⁽¹⁾ Vultogryphae |
| | | | | | | Gryphaeostrea Gyrostrea ⁽¹⁾ |

Figure 1-7 : Distribution des espèces étudiées dans un cadre systématique

Le chiffre entre parenthèse représente le nombre d'espèce recensé par genre dans cette étude.

2.4 Choix de la classification

Au regard des seules 18 espèces rencontrées (toutes périodes confondues), il paraîtrait prétentieux de vouloir prétendre avoir un recul suffisant et surtout les arguments nécessaires pour créer ou modifier la classification existante à un rang supra-générique. Cette étude prend donc le choix arbitraire d'utiliser la classification proposée par Stenzel (1971) et modifiée par Freneix et Viaud (1986) (fig. 1-7). Cette classification n'est probablement pas la plus juste d'après Malchus, (1990) mais présente l'avantage d'être connue de tous et d'être encore fréquemment utilisée.

3 Systématique des espèces étudiées

3.1 Ostreacea Rafinesque, 1815

3.1.1 Gryphaeidae Vyalov, 1936

3.1.1.1 Pycnodonteinae Stenzel, 1959

Pycnodonte (Pycnodonte) biauriculata (Lamarck, 1819)

Planche 1, figure 1a-c

- | | |
|------|---|
| 1819 | <i>Ostrea biauriculata</i> Lamarck, t. 6, 1ère part., p. 219, n°29 ; |
| 1848 | <i>Ostrea biauriculata</i> Lamarck : d'Orbigny, p. 719, pl. 476 ; |
| 1869 | <i>Ostrea biauriculata</i> Lamarck : Coquand, p.114, pl. 42, fig. 2-5 ; |
| 1878 | <i>Pycnodonta (Ostrea) biauriculata</i> (Lamarck) : Bayle, pl.137, fig.1-2; |
| 1916 | <i>Ostrea biauriculata</i> Lamarck : Favre, pl. 27, fig. 96a-b, 97a-b ; pl. 28, fig. 97 ; |
| 1968 | <i>Ostrea biauriculata</i> Lamarck : Juignet <i>et al.</i> , p. 91, fig. 5 ; |
| 1980 | <i>Pycnodonte biauriculata</i> (Lamarck) : Fisher, p. 250, pl. 119, fig. 3-4 ; |
| 1984 | <i>Pycnodonte (Pycnodonte) biauriculata</i> (Lamarck) : Dhondt, p. 53, fig. 3-6 ; |
| 1986 | <i>Pycnodonte (Pycnodonte) biauriculata</i> (Lamarck) : Freneix et Viaud, p.26-27, pl. 1, fig. 1a-b, 2a-b ; |

Description

L'identification de *Pycnodonte biauriculata* est sans équivoque. L'éclatante radiation puis disparition de cette espèce ne lui a pas laissé le temps de développer une grande variabilité morphologique. De plus, la durée de sa vie fixée corrélable avec l'amplitude de la surface d'attache est très limitée. Cela restreint ainsi le développement de formes xénomorphes, si nombreuses dans le groupe des ostréidés. Cette espèce est inéquilatérale et très inéquivalve. La valve droite est plate à légèrement concave. La valve gauche est massive et gibbeuse mais malgré cette croissance très convexe, il n'y pas de développement de crochet par delà l'aire ligamentaire. Le bord cardinal est droit et long du fait de la formation d'ailes antérieures et postérieures. Ces dernières servent, par une augmentation de la surface d'appui, à une meilleure résistance à l'enfouissement. Ce caractère n'est évidemment avantageux que

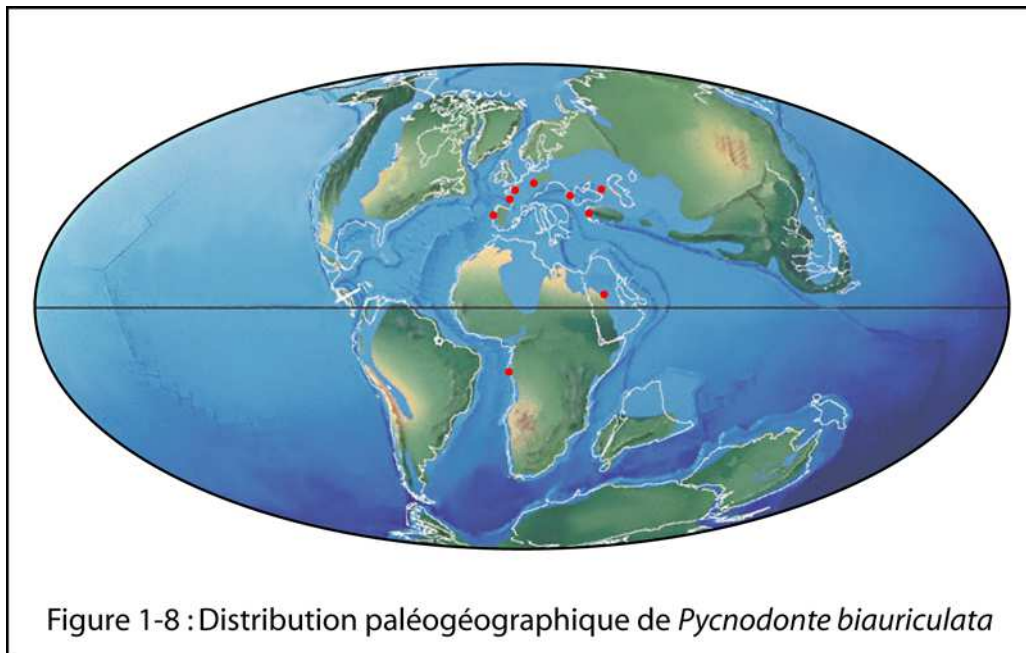
dans des zones à l'abri de forts courants (Dhondt, 1984). Freneix et Viaud (1986) soulignent la présence systématique de l'insertion du muscle de Queensted "sous le milieu de la fossette ligamentaire". L'insertion du muscle adducteur est quant à elle très arrondie.

Rapports et différences

Certaines huîtres collectées par Floquet (1991) ont été attribuées à cette espèce. Après observation des collections, cette identification semble inexacte. Les coquilles sont toutes de petite taille et dépourvues d'un bord cardinal rectiligne. La forme gibbeuse de ces coquilles mal préservées est plutôt à attribuer à *Pycnodonte vesicularis*. Aucun spécimen de *Pycnodonte biauriculata* n'a donc jusqu'alors été trouvé en dehors du Cénomanien supérieur.

Répartition (figs 1-6 et 1-8)

Sa répartition stratigraphique est (pour une huître) très faible. D'après Dhondt (1984), son extension serait limitée à la biozone à Guerangueri. Les affleurements étudiés (Ile Madame, Roulet, La Dionnière) semblent en accord avec ces datations. Cependant l'importante radiation géographique de cette espèce (Allemagne, Angola, Caucase, Crimée, Espagne, France, Portugal, Soudan...) empêche une vérification exhaustive de toutes les sources...



Pycnodonte (Prygraea) vesicularis (Lamarck, 1806)

Planche 2, figure 1-7

- | | |
|------|--|
| 1806 | <i>Ostrea vesicularis</i> Lamarck, t.8, pl. 2, fig. 3 ; |
| 1827 | <i>Ostrea vesicularis</i> Lamarck : Nilsson, pl. 7, fig. 3, 5, pl. 8, fig. 2 ; |
| 1827 | <i>Ostrea clavata</i> Nilsson, pl. 7, fig. 2 ; |
| 1827 | <i>Ostrea hippopodium</i> Nilsson, p.30, pl. 7, fig. 1 ; |
| 1833 | <i>Ostrea hippopodium</i> Nilsson : Goldfuss, p.21, pl. 81 fig. 1; |
| 1833 | <i>Ostrea vesicularis</i> Lamarck : Goldfuss, p.81, fig. 2 ; |
| 1869 | <i>Ostrea vesicularis</i> Lamarck : Coquand, p. 35-37, pl. 13, fig. 2-10 ; |

- 1869 *Ostrea baylei* Guéranger : Coquand, p. 124-125, pl. 46, fig. 5-9 ;
 1869 *Ostrea vesiculosa* Guéranger : Coquand, p. 152, pl. 59, fig. 4-7 ;
 1869 *Ostrea proboscidea* Archiac : Coquand, p. 72-73, pl. 15, fig. 10, pl. 16, fig. 1-12, pl. 18, fig. 1-5 ;
 1986 *Pycnodonte vesicularis* (Lamarck) *pseudovesiculosa* : Freneix et Viaud, p.30-31, pl. 1, fig. 3-6 ;
 1986 *Pycnodonte vesicularis* (Lamarck) *parvula* : Freneix et Viaud, p.31-32, pl. 2, fig. 1-7 ;
 1986 *Pycnodonte vesicularis* (Lamarck) forme *hippopodium* : Freneix et Viaud, p.32-33, pl. 2, fig. 11-14 ;
 1990 *Pycnodonte vesiculare* (Lamarck): Malchus, p.146-148, pl. 2, fig. 8-10 ; pl. 3, fig. 1-3, 5;

Description

Huître de taille très variable (de 5mm à plus de 150mm), trigone et assez gibbeuse, plus ou moins enroulée sur elle-même et possédant de ce fait un crochet de type ostréiforme à gryphéiforme. Son impression musculaire est très arrondie. Sa partie postérieure est souvent très développée désaxant le crochet sur la partie antérieure. La valve supérieure est plate à concave et ne présente qu'une insertion réduite comparée à celle de la valve complémentaire.

L'origine de son nom est due à la découverte chez cette espèce de structures vésiculaires, caractéristique reconnue de nos jours comme propres aux *Pycnodonteinae*. Curieusement, la finesse de la coquille (comparée à *P. biauriculata*) ne permet cependant qu'occasionnellement le développement de telles structures.

Rapports et différences

Cette espèce (cénomaniennne à maastrichtienne) succède, en théorie, à *Pycnodonte vesiculosa* (Barrémien supérieur-Cénomanienn). La différence entre les deux est pourtant subtile (*P. vesiculosa* est plus étroite et possède un plateau cardinal moins plat) et surtout très théorique : l'application stricte des diagnoses fait que compte tenu de la grande plasticité de chaque espèce, les deux formes se trouvent fréquemment associées dans les mêmes assemblages cénomaniens... Les limites acceptables de la définition d'une espèce en paléontologie basée sur des critères morphologiques sont ici transgressées. Puisqu'une limite franche entre ces deux espèces ne pourrait être considérée autrement que comme une décision arbitraire, il a été décidé de qualifier tous les individus rencontrés comme appartenant à *P. vesicularis*. Ce parti pris tient principalement au fait que la morphologie dominante dans les populations rencontrées est plutôt de type *P. vesicularis*.

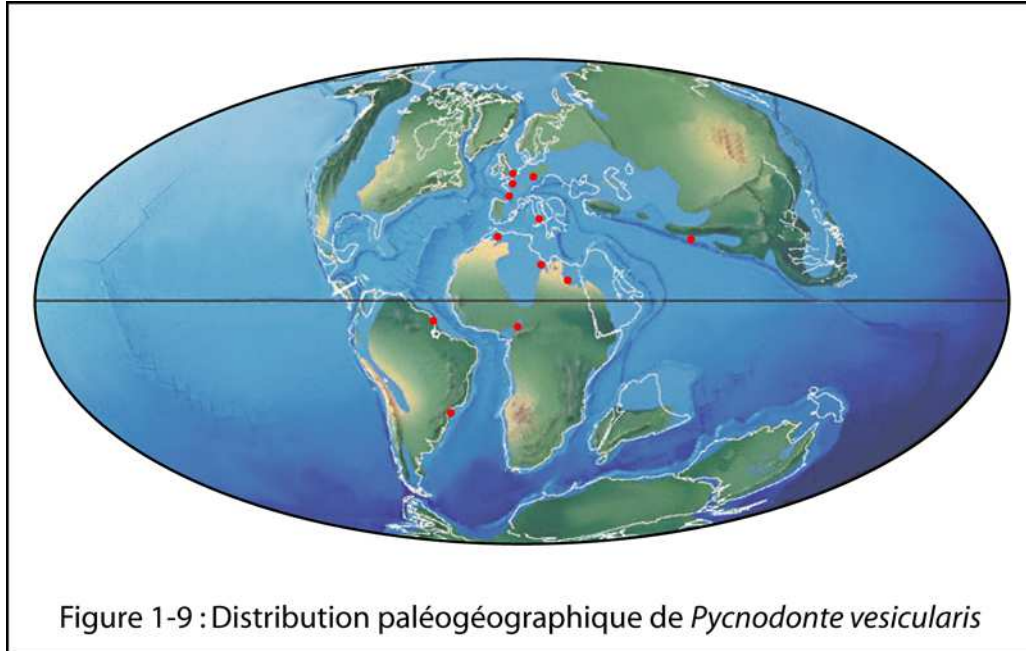
Cette solution simplifie la classification de Freneix et Viaud qui créèrent deux sous espèces intermédiaires, *P. vesicularis pseudovesiculosa* et *Pycnodonte vesicularis parvula*, pour joindre les deux espèces morphologiques extrêmes. Un tel raisonnement alourdi la nomenclature sans apporter de réelle solution : le choix de l'appartenance d'une morphologie à telle ou telle sous espèce est encore plus difficile.

Répartition (figs 1-6 et 1-9)

Le parti pris de cette étude définit *Pycnodonte vesicularis* comme apparaissant au Cénomanienn. Cependant, il faudrait dans l'avenir mener une étude plus globale sur les proportions des différentes morphologies (entre *P. vesicularis* et *P. vesiculosa*) rencontrées sur des terrains antérieurs. Ce travail devrait ainsi permettre de définir une limite morphologique entre ces deux espèces pour confirmer ou réfuter cette hypothèse.

Cette espèce se répartirait donc du Cénomanien au Maastrichtien bien que son acmé semble sénonienne.

D'un point de vue paléogéographique cette espèce quasi-cosmopolite se trouve de manière très importante sur tout le pourtour téthysien (France, Maroc, Tunisie, Algérie...), en Asie Centrale, au sud de L'Inde, au Congo, en Argentine, Au Brésil...



Remarque

Cette espèce présente fréquemment des individus entièrement xénomorphes et plats caractérisés sous le terme de *P. vesicularis* forme *hippopodium*. Ces morphologies sont illustrées sur les Planches 1 et 2 et leurs significations environnementales seront en partie discutées dans la quatrième partie de cette thèse.

Hyotissa semiplana (Sowerby, 1825)

Planche 3, figure 3a,b

- | | |
|------|--|
| 1825 | <i>Ostrea semiplana</i> Sowerby, v.5, p.144, pl. 489, fig. 3; |
| 1847 | <i>Ostrea semiplana</i> Sowerby : d'Orbigny, p. 747, pl. 488, fig. 4-5; |
| 1869 | <i>Ostrea semiplana</i> Sowerby : Coquand, p. 74, pl. 28, fig. 1-15, pl. 35, fig. 1-2, pl. 38, fig. 10-12; |
| 1913 | <i>Ostrea semiplana</i> Sowerby : Woods, p. 379, pl. 488, fig.1-5, fig-texte 183-193; |
| 1980 | <i>Hyotissa semiplana</i> (Sowerby) : Dhondt, p.317; |
| 1986 | <i>Hyotissa semiplana</i> (Sowerby) : Freneix et Viaud, p.35, pl.3, fig. 1, 2a-b, 3, 4 ; |

Description

C'est une forme globalement arrondie arborant des plis anguleux radiaux. On peut l'apparenter à un éventail ce qui permet de la classer sans ambiguïté dans le genre *Hyotissa*.

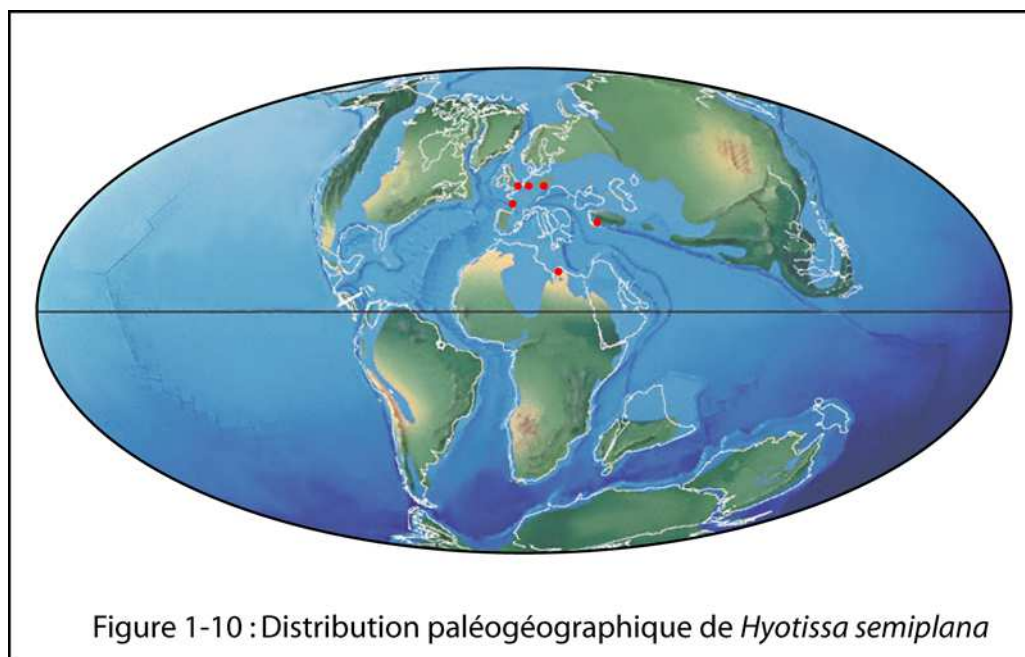
Au cours de son ontogenèse apparaissent d'importants plis anguleux sur la bordure de sa coquille. Ces derniers peuvent parfois arborer quelques épines hyotes créées par une excroissance particulière d'une lamelle du test (Stenzel, 1971). Mise à part cette caractéristique, on peut considérer cette espèce comme très faiblement épaisse. Les spécimens rencontrés en Charentes sont souvent de petite taille (inférieure à 5 cm), du type de ceux rencontrés en Vendée (Freneix et Viaud, 1986).

Rapports et différences

Bien que la littérature leur attribue une grande variété morphologique, leur forme générale très spécifique ne laisse aucun doute quant à leur identification. Les spécimens rencontrés sont souvent entièrement silicifiés dans des faciès « crayeux » du Sénonien. Cette recristallisation empêche d'observer clairement les structures vésiculaires caractéristiques de l'appartenance au groupe des Pycnodontinae. C'est le critère diagnostique majeur qui permet de l'exclure du groupe des Lophinae (comme elle a pu l'être dans le passé) comme aurait pu l'induire la présence de plis anguleux.

Répartition (figs 1-6 et 1-10)

Rencontrée assez fréquemment dans les coupes étudiées, elle se répartit assez vastement sur tout le pourtour téthysien: France, Angleterre, Belgique, Allemagne, Ukraine, Bohême, Algérie... Elle est signalée dès le Turonien supérieur, mais elle semble cependant beaucoup plus caractéristique des étages Santonien, Campanien et Maastrichtien.



Hyotissa hyotis (Linné, 1758)

Planche 3, figure 2a-b, 4

- | | |
|------|---|
| 1758 | <i>Mytilus hyotis</i> Linné, p. 704, n°207 ; |
| 1843 | <i>Ostrea squarrosa</i> Serres, p.160, pl.3, fig. 4a-b; |
| 1897 | <i>Alectryonia pliculata</i> var. <i>germinatala</i> , <i>dertocrassa</i> , <i>taurinensis</i> Sacco, p 19, pl. 5, fig. 14-17 ; |

- 1952 *Pycnodonta squarossa* (de Serres) : Lecointre et Ranson, p. 29-30, pl. 7, fig. 12 ;
- 1967 *Pycnodonta hyotis* (Linné) : Ranson, p.39, fig. 7 ;
- 1971 *Hyotissa hyotis* (Linné) : Stenzel, p. N1107, fig. J85, 1-2 ;
- 1972 *Pycnodonta hyotis* (Linné) : Castro-Coppa, p. 212, pl. 2, fig. 2,3,5; pl.3-8 ;
- 1974 *Hyotissa squarossa* (de Serres) : Freneix et al., p. 41 ;
- 1974 *Hyotissa hyotis* (Linné) : Malatesta, p. 60, pl. 6, fig. 1a-b ;
- 1981 *Hyotissa hyotis* (Linné) : Torigoe, p. 300-301, pl. 1, fig. 2 ; pl. 10, pl.31, fig. 2 ;
- 1984 *Hyotissa hyotis* (Linné) : Cataliotti-Valdina, p. 504, pl. 1, fig. 6, 7a-b ;
- 1985 *Hyotissa hyotis* (Linné) : Harry, p. 130, fig. 7-11 ;
- 1988 *Hyotissa hyotis* (Linné) : Freneix et al., p. 3, pl. I, fig. 3-4 ;

Description

Tout comme l'espèce précédente, c'est une espèce en forme d'« éventail » avec de nombreuses costulations radiales « polyschizotomes » formant une commissure en zig-zag à l'image des Lophinae. Ces costulations sont très anguleuses et leur association avec une test relativement lamellaire permet fréquemment de développer des épines tubulaires sur ses deux valves (d'où la dénomination d'« épines hyotes »). Ces épines ont, chez cette espèce, pour rôle principal la fixation de l'animal sur des substrats durs. Cette espèce, encore vivante actuellement, est en effet souvent retrouvée fixée sur des édifices coralliens. L'insertion du muscle adducteur est orbiculaire et située dans la partie moyenne postérieure de la cavité palléale (Freneix et al 1988).

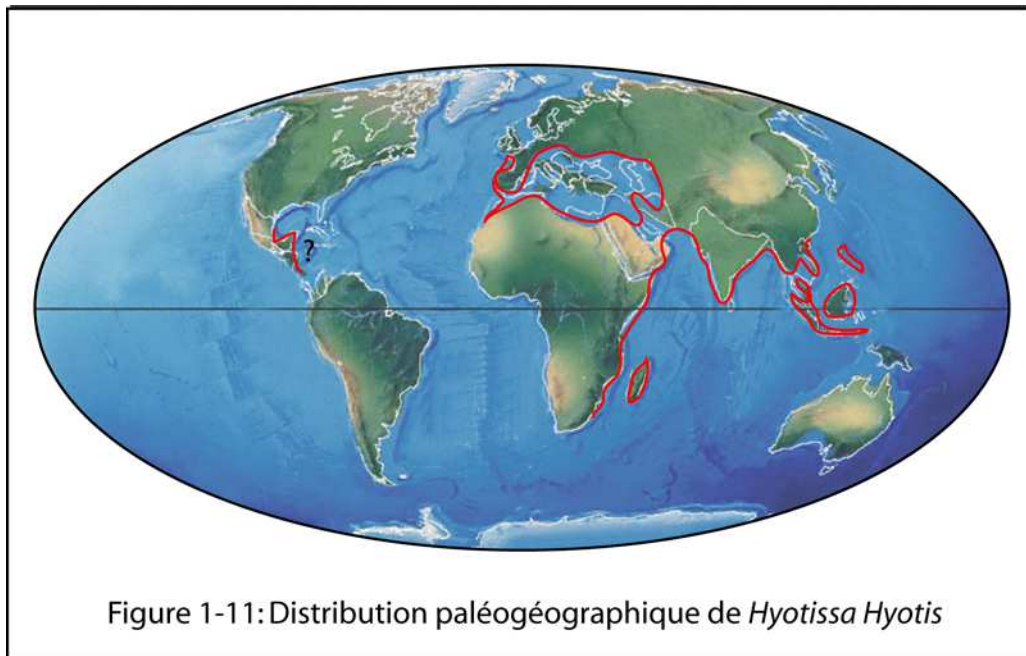


Figure 1-11: Distribution paléogéographique de *Hyotissa Hyotis*

Rapports et différences

Comme le précise Lecointre et Ranson (1952), cette espèce connaît une impressionnante synonymie. Celle-ci est en partie due à un fort polymorphisme. Dans les terrains étudiés, il n'a pas toujours été facile de la différencier de la variété très plissée d'*Ostrea lamellosa*. L'observation d'une microstructure interne vésiculaire propre aux *Pycnodontinae* permet cependant distinguer aisément les deux espèces. Le seul inconvénient est que ces structures

sont souvent difficilement observables en surface ce qui implique bien souvent de devoir sectionner les coquilles (et donc de les détruire).

Répartition (figs 1-6 et 1-11)

Cette espèce, qui survit donc dans l'actuel, est apparue à l'Aquitaniens. Elle est à son origine circumméditerranéenne, puis s'étend sur les côtes atlantiques marocaines au cours du Miocène. De nos jours, c'est une espèce très connue de par sa vaste répartition géographique. Ainsi elle a pu être signalée aux Iles Tuam, au Costa Rica, en Thaïlande, à Midway (Pacifique Central), de l'Afrique du Sud à la Mer Rouge en passant par Madagascar, au large de la Nouvelle Guinée, en Indonésie et aux Philippines.

Neopycnodonte cochlear (Poli, 1791)

Planche 4, figure 1a-b, 2, 3a-b, 4, 5

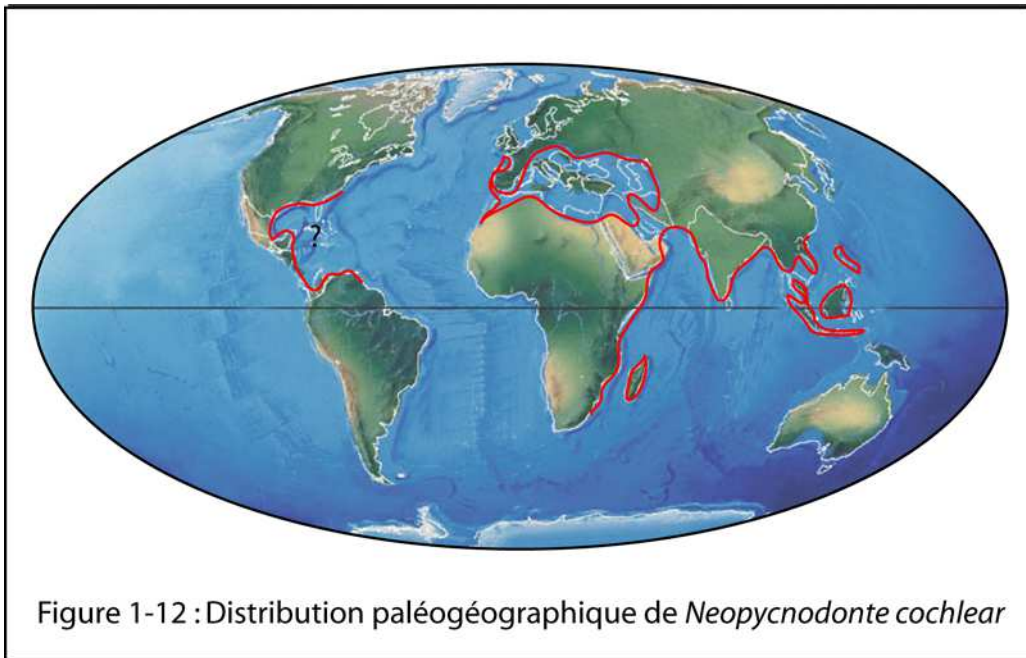
- | | |
|------|---|
| 1791 | <i>Ostrea cochlear</i> Poli, t. 2, p. 1-179 ; |
| 1874 | <i>Ostrea cochlear</i> Poli : Woods, part. 2, p.101 ; |
| 1882 | <i>Ostrea cochlear</i> var. Fontannes, p. 231, pl.18, fig. 8; pl.19, fig.1-3 ; |
| 1952 | <i>Pycnodonta cochlear</i> (Poli) : Lecomte et Ranson, p. 29, pl. 7, fig. 11; |
| 1981 | <i>Pycnodonta cochlear</i> (Poli) : Torigoe, p. 320, pl.9, fig. 1-7, pl.31, fig. 1; |
| 1985 | <i>Pycnodonta cochlear</i> (Poli) : Harry, p. 132, fig. 16; |

Description

Descendante actuelle du groupe des pycnodontes, cette espèce possède une forme globale généralement fortement convexe malgré son contour irrégulier très variable. Elle est d'ailleurs surnommée l'huître cuillère par les anglo-saxons (« spoon oyster »). Sa valve droite est quant à elle plano-concave. Sa coquille est fragile et peu épaisse, légère, à structure microscopique vésiculeuse (visible parfois à la loupe sur une cassure, ou au niveau de la zone de commissure des valves). Son aire ligamentaire possède une dépression médiane. Sa valve droite peut être couverte extérieurement d'écailles imbriquées de conchyoline qui tendent à déborder à la périphérie. La surface externe des valves est cependant pratiquement dépourvue de sculptures. Son empreinte adductrice est grande et ovale, plus proche de la charnière que du bord ventral. Elle possède également des chomatas vermiculées et branchues près de la zone ligamentaire. La coloration des spécimens actuels varie de beige clair à brun sur l'extérieur et de blanchâtre à gris rosé sur sa surface interne luisante. Sa taille maximale actuelle avoisine la dizaine de centimètres bien que certains spécimens fossiles soient plus près de la quinzaine. Sa taille la plus fréquente est cependant aux alentours de 4 à 5 cm.

Répartition (figs 1-6 et 1-12)

Abondante sur la côte atlantique orientale (France) et en Méditerranée, elle est cependant très cosmopolite. On la trouve sur la côte atlantique occidentale (Bermudes, Caroline du Nord, Floride) dans l'Océan Pacifique (Philippines, Chine, Japon) et Indien (Mozambique, Madagascar, Inde...), en Mer Rouge...



Remarque

Elle est, surtout abondante dans la partie inférieure de l'étage circalittoral et plus généralement entre 25 et 1 500 m de profondeur, solidement fixée à des substrats durs. Prise occasionnellement dans les chaluts de fond et de dragues, elle n'apparaît pas sur les marchés à cause de sa taille réduite. Quelques déformations peuvent l'affecter, marquant ainsi un ou plusieurs basculements brusques de la coquille pendant sa croissance. Elle évite alors son envasement mais se déforme lors de la reprise de sa croissance. Ce système de balance semble fréquent chez le groupe des pycnodontes (Stenzel, 1971).

Neopycnodonte navicularis (Brocchi, 1814)

Planche 4, figure 5a-b, 6a-b, 7a-b

- 1814 *Ostrea navicularis* Brocchi, t. 2, pl. 565 ;
- 1835 *Ostrea (Pycnodonta) var. navicularis* (Brocchi) : Tavani, p.195 ;
- 1897 *Pycnodonta cochlear* et var. : Sacco, p. 22, pl.8, fig. 1-14 ;
- 1952 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Lecointre et Ranson, p. 28-29, pl.7, fig. 10 ;
- 1952 *Ostrea (Pycnodonta) cochlear* (Poli) var. *navicularis* Brocchi : Rossi-Ronchetti, p. 48, fig. 18a-e ;
- 1965 *Pycnodonta (Pycnodonta) cochlear navicularis* (Brocchi) : Glibert et Poel, p. 67;
- 1967 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Tejkal *et al.*, p. 163, pl.5B, fig. 1;
- 1968 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Robba, p. 464;
- 1974 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Malatesta., p. 68, pl.5, fig. 4a-4c;
- 1975 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Freneix., p. 443, fig-text. 14-15;
- 1979 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Rouchy et Freneix, p. 1066, fig. 7;
- 1984 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Janssen, p. 57, pl.27, fig. 3a-b;

- 1986 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Studencka, p. 47, pl.7, fig. 6a-b;
 1988 *Pycnodonta navicularis* (Brocchi) : Freneix *et al.*, p. 2, pl.I, fig. 1,2a-b;

Description

La description effectuée pour *Neopycnodonte cochlear* pourrait être reprise quasiment en tout point pour cette espèce. Elles descendent en effet l'une de l'autre et la distinction de ces deux chrono-espèces a été débattue à plusieurs reprises dans la littérature (Lecointre et Ranson, 1952 ; Freneix, 1975 ; Freneix *et al.*, 1988...). Seule l'apparition d'un caractère particulier permet de les différencier. En effet si les deux espèces peuvent présenter un bourrelet périphérique inframarginal, leur disposition des chomatas en pourtour de coquille sont différentes. Chez *Neopycnodonte navicularis*, ces chomatas sont dans la zone prolongeant les bourrelets marginaux alors que chez *Neopycnodonte cochlear* cette denticulation est complètement en dehors. Si ce critère semble a priori simple, le problème réside dans le fait que tous les individus ne présentent pas de chomatas ou de bourrelets marginaux (en particulier chez les individus de petite taille)... Cette caractéristique a cependant permis de différencier *Neopycnodonte cochlear* (Pliocène-Actuel) de *Neopycnodonte navicularis* (Miocène). Nous utiliserons donc, par défaut, cette limite stratigraphique pour différencier ces deux espèces.

Répartition (figs 1-6)

L'apparition de cette espèce semble diachrone. Elle se développe dès le Miocène inférieur dans le bassin méditerranéen et la Paratéthys pour progressivement gagner le domaine boréal (Belgique, Pays bas) au cours du Miocène moyen (Freneix *et al.*, 1988).

3.1.1.2 Exogyrinae Vyalov, 1936

Rhynchostreon suborbiculatum (Lamarck, 1801)

Planche 5, figure 1-8

- 1801 *Gryphaea suborbiculata* Lamarck, p.398, fig. in Knorr, pl. 62, fig. 1-2;
 1819 *Gryphaea columba* Lamarck, t.6, p.198 ;
 1819 *Gryphaea plicatula* Lamarck, t.6, p.200 ;
 1919 *Gryphaea silicea* Lamarck, t.6, p.200 ;
 1862 *Ostrea mermeti* Coquand, p.234, pl. 23, fig.3-5;
 1869 *Ostrea ratibosensis* Schloteim : Coquand, p. 121-124, pl. 45, fig. 8-12;
 1881 *Exogyra columbella* Leymerie, p.766, pl. K, fig. 5a-b ;
 1924 *Exogyra columba* (Lamarck) : Jourdy, p. 73, pl. 3, fig. 2 ;
 1972 *Rhynchostreon columbum columbum* (Lamarck) : Freneix, p.88, pl. 5, fig. 3a-b ;
 1980 *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) : Fisher, p.250, pl. 121, fig.7-8 ;
 1986 *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) : Freneix et Viaud, 37-41 ;

- 1990 *Rhynchostreon mermeti* (Lamarck) : Malchus, p.128-130, pl. 8, fig. 15-17, p. 9, pl. 1-4,5-21 ;
 1990 *Rhynchostreon plicatulum* (Lamarck) : Malchus, p.131-132 ;
 1990 *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck) : Malchus, p.132-133 ;

Description

Cette espèce inéquivalve possède une valve droite plate et une valve gauche très creuse. Son crochet est retourné vers l'arrière, lui donnant sa forme en « bonnet phrygien » selon l'expression de d'Orbigny (Freneix et Viaud 1986). Cette espèce très classique a, de par son abondance dans les coupes du Crétacé supérieur, été décrite à de nombreuses reprises dans la littérature. Son contour général est donc bien connu mais, là encore, la nature très polymorphe des ostréidés n'a pas épargné cette espèce. Cela a amené les auteurs à la subdiviser en plusieurs variétés (Freneix et Viaud, 1986 ; Jourdy, 1924 ; Lamarck, 1801 ; 1806-1809).

Le contour général de l'espèce est assez variable et aucune allométrie nette ne lie l'augmentation de la hauteur de la coquille à l'augmentation de sa largeur (fig. 1-5b) ou à l'augmentation de sa concavité (fig. 1-5c). La taille adulte est également extrêmement variable (Pl. 5). La figure 1-13 montre les hauteurs maximales des individus rencontrées dans chaque population. On observe ainsi une grande disparité de tailles entre les différents niveaux d'échantillonnage. Dans certains niveaux, les spécimens n'atteignent pas 20 mm (B1 Fouras-Cadoret, B2 Piedemont). Cela a amené les auteurs à subdiviser l'espèce en trois variétés différentes (Freneix et Viaud, 1986 ; Jourdy, 1924 ; Lamarck, 1801 ; 1806-1809), correspondant à trois classes de taille distinctes: les individus dont la taille est inférieure à 25 mm (*minor*), ceux dont la taille est comprise entre 25 et 50 mm (*intermedia*) et ceux dont la taille est supérieure 50 mm (*major*). Ces limites restent encore largement utilisées dans la littérature mais demeurent arbitraires car aucune discontinuité morphologique franche n'est observable entre les trois gammes de taille.

A la première source de polymorphisme, liée à la taille, s'ajoute chez de nombreux spécimens une autre source de variation morphologique, liée à la présence d'une ornementation radiale de petites costulations (Pl. 5). Ce caractère a d'ailleurs incité Lamarck (1806-1809) à décliner cette espèce en deux variétés appelées *silicea* et *pliculata*. La première variété concerne tous les individus lisses (type *silicea* 1, Pl. 5, figs 3, 5, 6 et 9) ou costulés pendant le seul début de leur développement (type *silicea* 2, Pl. 5, figs 1, 2 et 4) et la seconde concerne les individus ornementés tout au long de leur vie (type *pliculata*, Pl. 5, fig. 7). Comme le corrigeait Jourdy dès 1924, et après vérification sur des populations aussi importantes que celles présentes sur les différents sites charentais, la variété *pliculata* ne présente toujours que des individus de très petite taille. De plus, une allométrie li, chez les formes de petites taille l'augmentation de la portion costulée de la coquille et l'augmentation de la hauteur de celle-ci (fig. 1-5d). Il est cependant difficile d'établir si les spécimens totalement costulés sont morts à un stade adulte, affectés de nanisme ou de paedomorphose ou bien à un stade juvénile, compte-tenu de l'absence d'information sur l'âge biologique des différents spécimens. Pour éclaircir ce problème, deux gammes d'informations ont été passées au crible, pour chacune des populations étudiées: d'une part, la variabilité en taille des portions de coquilles costulées, d'autre part, la proportion des individus costulés.

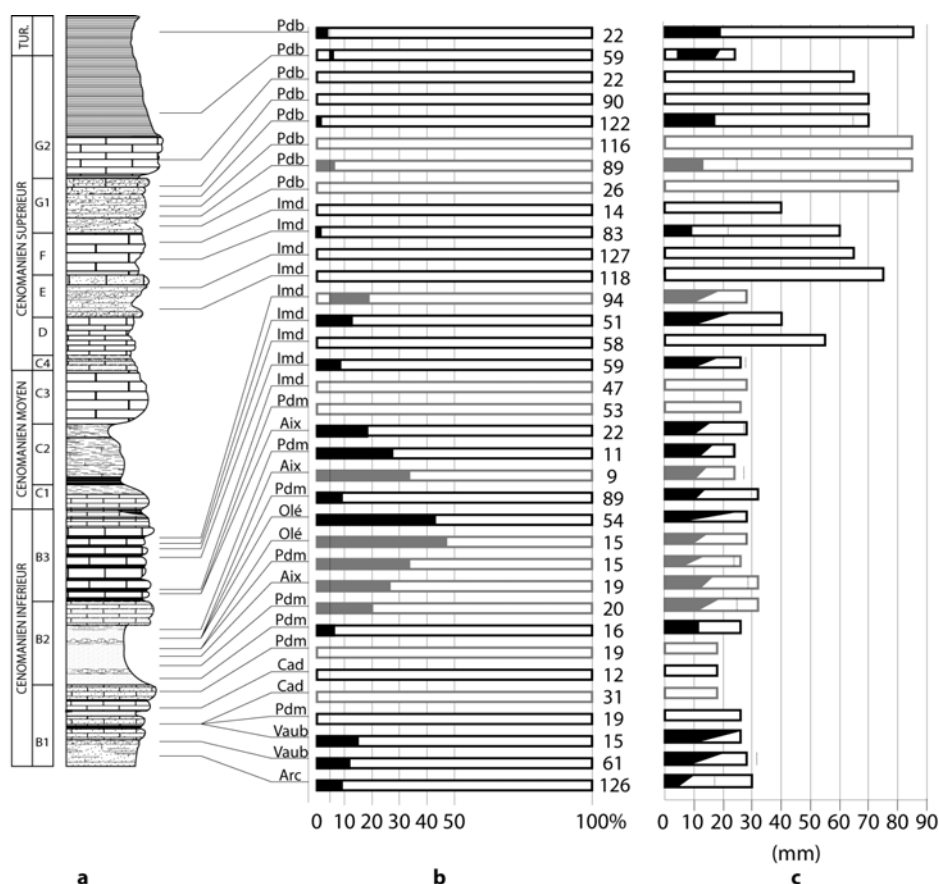


Figure 1-13 : Variation en taille et en ornementation des populations de *R. suborbiculatum* du Cénomano-Turonien charentais (Arc=Archingeay ; Cad=Fouras-Cadoret ; Vaub=Fouras-Vaubant ; Aix=Ile d'Aix ; Pdm=Falaise de Piédemont ; Olé=Plage de Chaucre (Ile d'Oléron) ; Mdm=Ile Madame ; Pdb=Falaise de Port-des-Barques).

a) Coupe synthétique;

b) proportions des individus costulés dans chaque population, figurées en noir pour les populations considérées *in situ*, figurées en grisé pour les assemblages jugés remaniés ou condensés;

c) variations de l'importance du stade costulé dans l'ontogenèse de *R. suborbiculatum* en fonction des populations; chaque cartouche représente la part du stade costulé, en noir, par rapport au stade lisse, laissé en blanc; la longueur des cartouches en trait plein correspond à la taille maximale des individus dans chaque population; la taille maximale des formes costulées est repérée par un trait pointillé.

Variabilité de la forme et de la taille

Afin de faire la part de la taphonomie et de la biologie de l'espèce dans la taille adulte maximale atteinte dans les différentes populations, une analyse statistique des fréquences de taille a été réalisée (Chapitre 3).

Si l'on ne se base que sur les assemblages, majoritaires, qui sont assimilables à des biocénoses, et compte-tenu de l'absence quasi-totale d'individus de grande taille au Cénomanién inférieur et au Cénomanién moyen, il apparaît que la petite taille des *R. suborbiculatum* dans ces niveaux ne peut être le résultat récurrent d'un tri taphonomique opérant quel que soit le faciès. Il s'agit plutôt d'une réalité biologique de « l'espèce », encore petite à cette époque et n'atteignant systématiquement de grandes tailles qu'au Cénomanién supérieur et au Turonien inférieur. Toutefois, l'augmentation de taille est perceptible dès la fin du Cénomanién inférieur (fin de B3) avec quelques assemblages qui contiennent des spécimens de taille supérieure à celle atteinte précédemment sans pour atteindre le gigantisme du passage Cénomanién-Turonien (figs1-13). A noter que dans les assemblages de spécimens de grande taille, on trouve quelques très petits

spécimens alors que l'inverse n'a jamais été observé. L'hypothèse la plus vraisemblable est donc que cette augmentation en taille, clairement positionnée et exprimée dans la série céno-manoturonienne, reflète une tendance évolutive et non un biais taphonomique.

Toutefois, au moins quatre populations montrent des moyennes de tailles anormalement basses au regard des populations sus- et sous-jacentes (dernière population de G2 à Port-des-Barques, première lumachelle G1 à Port-des-Barques, banc calcaire oolitique sableux B3 de l'Ile Madame et interbanc argileux noir B3 de l'Ile Madame). Ces populations se développent dans des périodes de stress environnementaux tels que des niveaux de très haute énergie (bancs oolitiques de B3 ou fortement détritiques sableux de G1) ou au contraire très calmes à tendance anoxique (intercalaire argilo-glaucieux de B3, marnes distales calmes de G2). Ces particularités environnementales, notamment l'anoxie, ont également affecté les faunes benthiques associées aux huîtres, telles que les échinides, totalement absents dans les argiles glauconieuses B3 ou affectés de nanisme dans les marnes de G2. Malgré la tendance générale à l'augmentation de la taille adulte des *R. suborbiculatum* au cours du Cénomanien, quelques populations semblent ainsi avoir subi un « nanisme écologique » réversible.

Variabilité de la portion de coquille costulée (fig. 1-13c)

Dans la limite du matériel accessible dans les différents faciès céno-manoturonien étudiés, l'étude statistique de l'ampleur du développement des costulations sur les coquilles permet de dégager trois gammes de résultats majeurs:

- les coquilles totalement lisses (*silicea* 1) sont celles qui atteignent les plus grandes tailles, à savoir environ 110 mm (site de La Vallée, non étudié ici); par ailleurs, les plus petites coquilles récoltées, dépassant à peine 2 ou 3 mm, sont également totalement lisses (*silicea* 1);

- chez les formes partiellement costulées (*silicea* 2), la portion de coquille portant les costulations ne mesure jamais plus de 25,4 mm (valeur maximale relevée sur des spécimens de 28 mm de long); aucune portion de coquille costulée mesurant moins de 5,6 mm n'a été trouvée (valeur minimale relevée sur des spécimens de 18 mm de long); les plus grands spécimens partiellement costulés, de l'ordre de 90 mm sont presque aussi grands que les plus grands spécimens lisses;

- les plus grosses coquilles totalement costulées (*pliculata*) ne dépassent jamais 13,7 mm; ce groupe morphologique rassemble ainsi les plus petits spécimens adultes connus pour l'espèce.

Finalement, la taille moyenne de la portion costulée des coquilles dans les populations possédant ce type d'individus est constante dans le temps et dans l'espace avec une valeur moyenne de 12,2 mm. L'ampleur des costulations ne peut croître au delà d'une valeur limite (25,4 mm).

Proportion d'individus à coquille costulée (fig. 1-13b)

Sur les mêmes bases que l'analyse précédente, l'étude statistique de la proportion d'individus costulés dans les populations met en évidence trois résultats paléodémographiques:

- un peu plus du tiers des populations ne contient aucun spécimen costulé; cela n'a été observé que dans des gisements ne contenant que des individus de grande taille (variété *major*) du Turonien inférieur;

- aucune population n'est composée à 100% d'individus costulés;

- les populations mixtes comprenant une part de spécimens costulés sont les plus fréquentes (près de deux tiers des cas); bien que les individus ornementés soient toujours minoritaires par rapport aux individus lisses, la proportion d'individus costulés est très variable suivant les sites, depuis quelques rares individus jusqu'à presque 50%.

Finalement, il existe deux types de populations de *R. suborbiculatum*: de très rares cas avec 100% d'individus lisses; les cas les plus fréquents avec des populations associant les trois morphes *silicea* 1, *silicea* 2 et *pliculata*. Dans ce second type de populations, *R. suborbiculatum* apparaît dimorphique, voire polymorphe.

Les plus anciennes populations connues dans le Cénomaniens charentais (Cénomaniens basal, B1), tout comme les plus anciennes connues pour l'espèce, contiennent déjà des formes costulées, toujours minoritaires.

Pour finir, il est possible d'observer chez un grand nombre de populations de *Rhynchostreon suborbiculatum* des spécimens au crochet très contourné. La morphologie de ces individus rappelle l'espèce dénommée *Rhynchostreon mermeti*. La cohabitation de deux espèces appartenant à un même genre, dans le même cadre géographique téthysien et se localisant dans les mêmes bancs semble surprenante, d'où mon choix de rendre synonyme de *R. suborbiculatum* l'espèce *Rhynchostreon mermeti*. Il pourrait s'agir tout au plus d'une sous espèce *Rhynchostreon suborbiculatum mermeti* comme l'ont déjà signalé Freneix et Viaud (1986).

Remarque : Interprétation phylétique de la variation de Rhynchostreon suborbiculatum

Comme Freneix et Viaud (1986) l'ont déjà remarqué et comme le montre la figure 1-13, la taille moyenne des individus est croissante au cours du Cénomaniens. Cette tendance, bien qu'interrompue par quelques phases de « nanisme », est générale pour des environnements bien différents. Elle peut être interprétée en termes d'hétérochronies du développement comme un pérarmorphocline (McNamara, 1982) dominé par de l'hypermorphose (Dommergues *et al.*, 1986), sachant malgré tout qu'aucune étude sclérochronologique ne permet d'appréhender l'âge absolu des *R. suborbiculatum* du Cénomano-Turonien charentais compte tenu de la recristallisation partielle ou totale d'un grand nombre de coquilles (Pl. 5, figs 6 et 8). L'hypermorphose est le processus dominant qui intervient dans le passage des formes de petite taille du Cénomaniens inférieur et moyen aux formes de grande taille du Cénomaniens supérieur et du Turonien inférieur.

En ce qui concerne les formes lisses, le passage ponctuel de formes de grande taille à des formes lisses plus petites, notamment au cours du Cénomaniens supérieur, pourrait être interprété comme de la progénèse si la filiation des unes aux autres était étayée et si des données sclérochronologiques pouvaient le confirmer. La recherche de nouveaux gisements et de populations à préservation optimale devrait permettre d'apporter une réponse à moyen terme.

En ce qui concerne les formes costulées, l'analyse des processus hétérochroniques pouvant participer à la variation et à l'évolution des *R. suborbiculatum* est plus complexe que pour les formes lisses. En premier lieu, il est clair que la forme dominante de l'espèce, dès son origine au Cénomaniens basal, est la forme lisse. Par conséquent, l'apparition de costulations au début du développement de certains spécimens peut être interprétée comme une innovation précoce au sens de Dommergues *et al.* (1986).

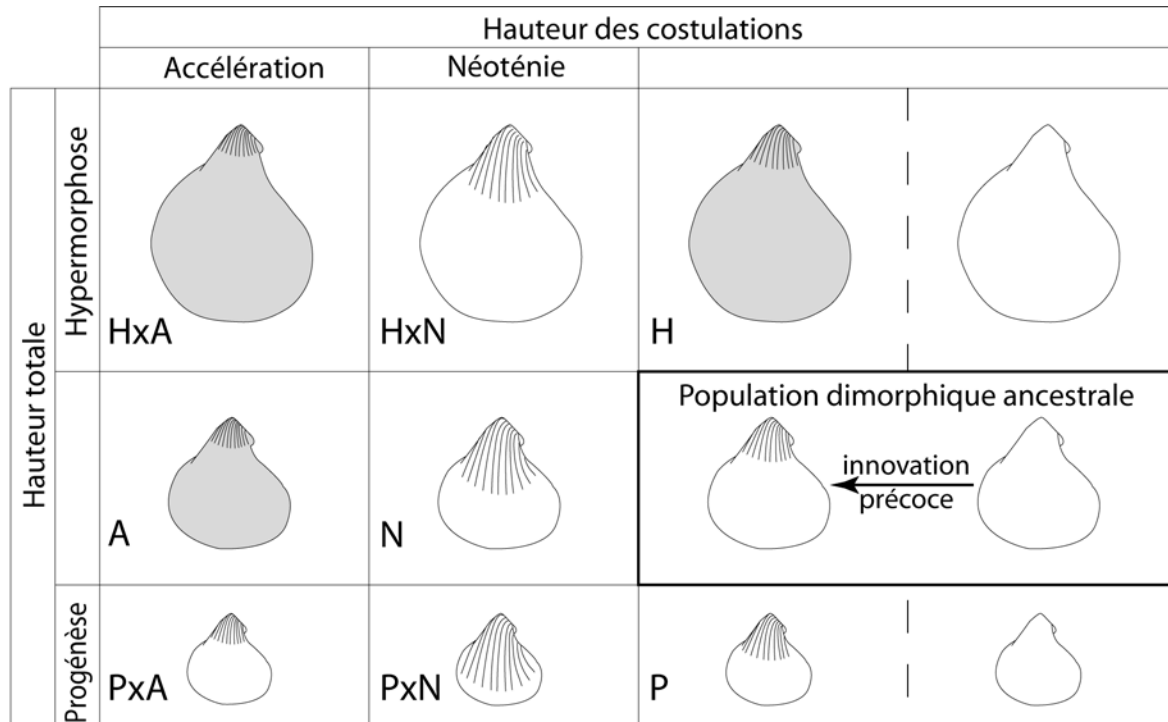


Figure 1-14 : Modèle théorique des différents types d'hétérochronies pouvant se réaliser à partir de la population dimorphique originale. Les cas grisés n'ont pas encore été observés dans les populations cénomaniennes de Charentes.

A partir du moment où ces costulations ont été mises en place, il semble que l'importance de leur développement sur la coquille suive globalement une tendance allométrique minorante (fig. 1-5d). En effet, la longueur de la portion costulée ne dépasse jamais un maximum alors que la croissance de la coquille peut se poursuivre très longtemps sous forme lisse. Par conséquent, la proportion de coquille costulée ne peut être importante que chez des spécimens de petite taille et reste toujours plus ou moins faible chez les formes de grande taille. Différentes variations morphologiques peuvent alors être réalisées par rapport à une morphologie ancestrale théorique de référence (fig. 1-14):

- H: des coquilles simplement hypermorphiques, plus grandes mais comportant la même portion de coquille costulée que l'ancêtre;
- HxN: des coquilles néoténiques hypermorphiques, plus grandes que l'ancêtre et comportant une plus grande portion de coquille costulée;
- HxA: des coquilles accélérées hypermorphiques, plus grandes que l'ancêtre et comportant une plus petite portion de coquille costulée;
- P: des coquilles simplement progénétiques, plus petites mais comportant la même portion de coquille costulée que l'ancêtre;
- PxN: des coquilles néoténiques progénétiques, plus petites que l'ancêtre et comportant une plus grande portion de coquille costulée;
- PxA: des coquilles accélérées progénétiques, plus petites que l'ancêtre et comportant une plus petite portion de coquille costulée;
- A: des coquilles simplement accélérées, de même taille que l'ancêtre mais comportant une portion de coquille costulée réduite;

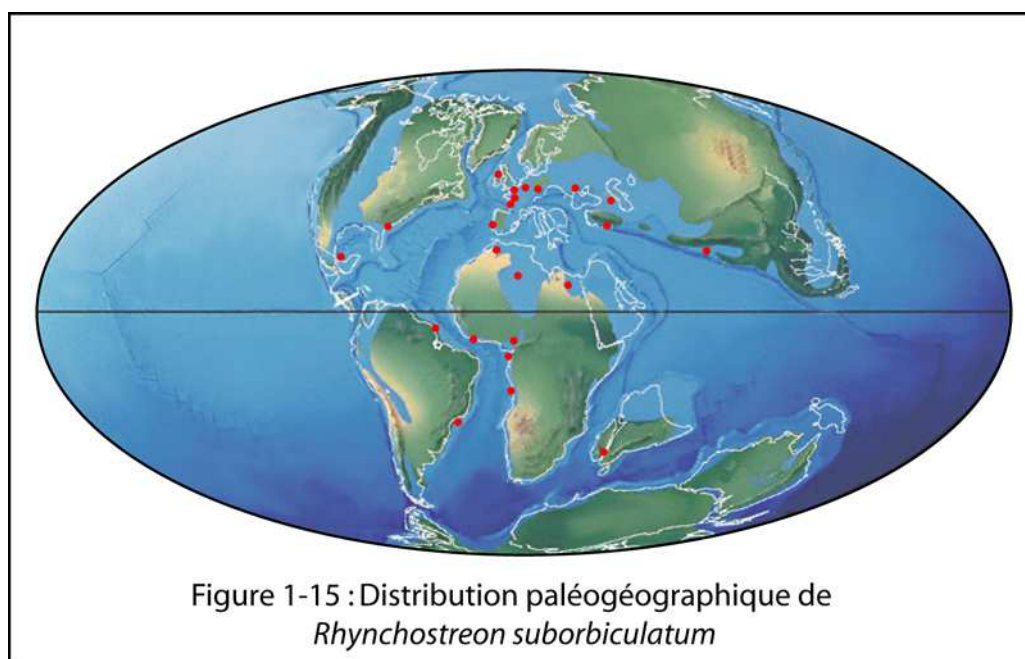
- N: des coquilles simplement néoténiques, de même taille que l'ancêtre mais comportant une plus grande portion de coquille costulée;

Les trois premiers processus (H, HxN, HxA) aboutissent à des formes exceptionnellement grandes, les trois suivants aboutissent à des formes exceptionnellement petites (P, PxN, PxA), les deux derniers n'affectant que l'ornementation de la coquille mais pas sa taille. Dans la succession des assemblages du Cénomano-Turonien charentais, les processus P, PxN, N, HxN et PxA ont été réalisés dans différentes populations, alors que les processus A, H et HxA ne correspondent pour l'instant qu'à des cas théoriques. Les processus comportant de l'hypermorphose sont les plus fréquents.

Répartition (figs 1-6 et 1-15)

Rhynchostreon suborbiculatum est une espèce très largement présente au Crétacé supérieur, mais son acmé est cependant essentiellement cénomanienne (Freneix et Viaud, 1986). Bien que citée à l'Aptien et à l'Albien, l'espèce ne semble véritablement émerger qu'au cénomanien. Les exogyres les plus anciennes appartenant vraisemblablement à une autre espèce au crochet plus contourné et proéminent.

C'est une huître très fréquente en Europe et en Afrique du Nord, quasi cosmopolite puisqu'elle se rencontre en Asie (Inde) et en Afrique centrale (Angola, Somalie, Mozambique), à Madagascar, au Mexique, au Brésil...



Ceratostreon flabellatum (Goldfuss, 1833)

Planche 6, figure 1-6

- | | |
|------|---|
| 1833 | <i>Exogyra flabellata</i> Goldfuss, p. 38, pl. 87, fig. 6a-b |
| 1848 | <i>Ostrea flabellata</i> (Goldfuss) : d'Orbigny, p.717, pl. 475; |
| 1869 | <i>Ostrea flabellata</i> (Goldfuss) : Coquand, p.126, pl. 49; fig. 1-2 ; pl. 50; fig. 1-2 ; pl. 52, fig. 1-9 ; |
| 1912 | <i>Exogyra flabellata</i> Goldfuss : Pervinquière, p. 189, pl. 13, fig. 6- |

- 8 ;
- 1972 *Ceratostreon flabellatum* (Goldfuss) : Freneix, p. 91-92, pl. 5, fig. 8-9 ;
- 1986 *Ceratostreon flabellatum* (Goldfuss) : Freneix et Viaud, p. 40-41, pl. 4, fig. 1-4 ;
- 1990 *Amphidonte (Ceratostreon) flabellatum* (Goldfuss) : Malchus, p. 111-113, pl. 4, fig. 4-11 ; pl. 5, fig. 1-7 ;
- 1999 *Amphidonte (Ceratostreon) flabellatum* (Goldfuss) : Seeling et Bengtson., p.755-756, fig. 8a-d ;

Description

Cette espèce possède une coquille très fortement contournée en forme de flabelle. L'aire ligamentaire s'en retrouve ainsi fortement étirée. Sa valve gauche possède une carène en milieu de valve d'où peuvent partir de nombreuses côtes arrondies et rayonnantes plus ou moins régulières. Ces côtes peuvent se diviser à plusieurs reprises ou alors s'estomper pour laisser une coquille lisse. De la même manière, l'apparition des côtes le long de la carène est irrégulière. Certains individus peuvent être costulés durant toute leur vie, seulement durant leur premier stade de croissance ou encore de manière épisodique à plusieurs reprises. La valve operculaire est relativement plate à légèrement concave. Son pourtour est épais (jusqu'à plus d'un demi centimètre), très lamellaire et gaufré. Elle peut être ornementée d'une double (mais très légère) costulation radiale et concentrique. Les valves portent souvent de petites chomatas régulières sur tout le pourtour de la coquille. Comparativement aux autres huîtres cénomaniennes, c'est une des espèces les plus importantes en taille. Les individus atteignent fréquemment plus d'une dizaine de centimètres.

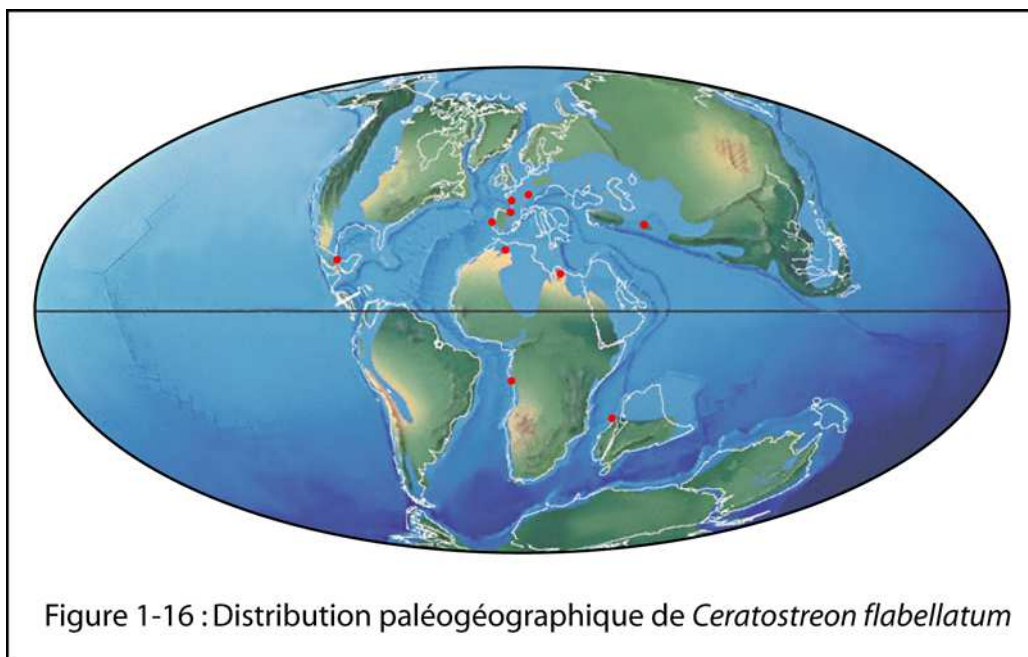


Figure 1-16 : Distribution paléogéographique de *Ceratostreon flabellatum*

Répartition (figs 1-6 et 1-16)

Cette espèce se rencontre de l'Albien au Coniacien, mais son acmé est majoritairement cénomaniennne. Son aire de répartition couvre très largement la Téthys et ses pourtours plus tempérés. On la trouve ainsi en Afrique du Nord, en Allemagne, en Angola, en Espagne, en France, à Madagascar, au Mexique au Portugal, au Tadjikistan ...

Ceratostreon pliciferum (Dujardin, 1837)

Planche 7, figure 8-10

- 1822 *Gryphaea auricularis*, Brongniart (*non* Wahlenberg, 1821) : p. 321, 608, pl. 6, fig. 9 ;
- 1837 *Gryphaea plicifera* Dujardin, p. 229, n° 73 ;
- 1843 *Exogyra spinosa* Matheron, p. 192, pl. 32, fig. 6-7 ;
- 1848 *Ostrea matheroniana* d'Orbigny, p. 737, pl. 485, fig. 4;
- 1869 *Ostrea plicifera* (Dujardin) : Coquand, p.80, pl. 36, fig. 6-18 ;
- 1968 *Exogyra plicifera* (Dujardin) : Fabre-Taxy et Revest, p. 131, fig. 1-3 ;
- 1980 *Ceratostreon pliciferum* (Dujardin) : Fisher, p.250 ;
- 1986 *Ceratostreon pliciferum* (Dujardin) : Freneix et Viaud, p.41-42, pl. 4, fig. 1-3 ;
- 1990 *Amphidonte (Ceratostreon) pliciferum* (Dujardin) : Malchus, p.113, pl. 5, fig. 8-10.

Description

C'est une coquille exogyriiforme auriculaire globalement semblable à *C. flabellatum* avec une valve inférieure gibbeuse et carénée et une valve supérieure operculaire plate à légèrement concave. Certains spécimens peuvent atteindre une taille d'une quinzaine de centimètres. C'est une espèce très variable qui selon Coquand (1869) pourrait se répartir en deux variétés morphologiques. La première, qualifiée d'« auriculaire », est plutôt lisse ou ornementée de quelques côtes radiales. Elle s'opposait à la deuxième, qualifiée d'« épineuse », légèrement plus allongée et surtout comme l'indique son nom pourvue d'un grand nombre d'épines de types « hyote » le long des côtes. Tout le problème réside en la présence d'une série morphologique continue entre ces deux formes très typées. Il semble donc actuellement admis qu'il faille rassembler ces deux morphologies sous une seule et même espèce dénommée *pliciferum*.

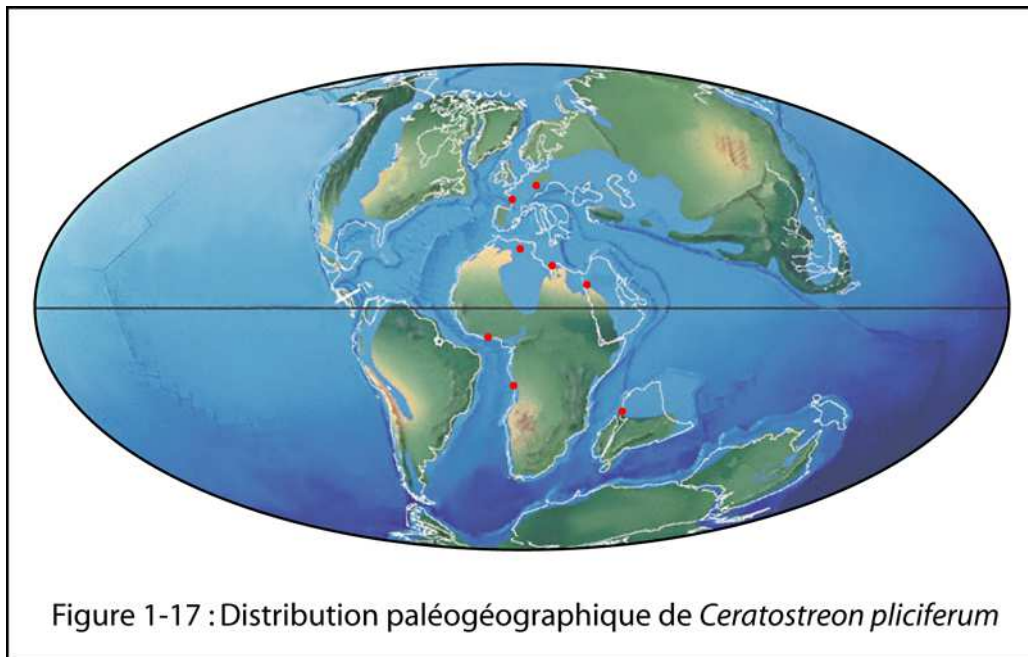
Rapports et différences

Comme précédemment énoncé, cette espèce est globalement très proche de *Ceratostreon flabellatum*. Deux critères généraux permettent de l'en différencier dans la majorité des cas : (1) sa forme est globalement plus allongée ; (2) l'ornementation de sa valve gauche est marquée par une diminution globale du nombre de ses côtes

radiales. La similarité morphologique entre ces deux espèces et leur enchaînement chronologique indique probablement que nous sommes en présence de deux chronoespèces.

Répartition (figs 1-6 et 1-17)

Cette espèce semble couvrir tout le Sénonien. Elle est relativement fréquente dans les coupes charentaises et souvent nommée dans un grand nombre d'études de par le monde : Afrique du Nord (Algérie, Tunisie), Asie mineure, Crimée, Espagne, Madagascar, Nigeria ...



3.1.1.3 Gryphostreinae Conrad, 1865

Gyrostrea delettrei (Coquand, 1862)

Planche 7, figure 1-2, 7

- | | |
|------|---|
| 1862 | <i>Ostrea delettrei</i> Coquand, pl. 18, fig. 1-7 ; |
| 1869 | <i>Ostrea delettrei</i> Coquand : Coquand, p. 143, pl. 46, fig. 16-18, pl. 47, fig. 1-6, pl. 48, fig. 1-5 ; |
| 1890 | <i>Ostrea delettrei</i> Coquand, Perron, p. 131 ; |
| 1912 | <i>Exogyra delettrei</i> (Coquand) : Pervinquière, p. 186, pl. 12, fig. 18-19 ; |
| 1924 | <i>Exogyra delettrei</i> (Coquand) : Jourdy, p. 77-78 ; |
| 1972 | <i>Gyrostrea delettrei</i> (Coquand) : Freneix, p.41-42, pl. 4, fig. 1-3 ; |
| 1986 | <i>Gyrostrea delettrei</i> (Coquand) : Freneix et Viaud, p.41-42, pl. 4, fig. 1-3 ; |

Description

Cette huître reconnue par Coquand (1862) lui-même (son créateur) comme une espèce très polymorphe ne se rencontre qu'assez rarement sur les gisements charentais. De ce fait, il est non seulement difficile de juger de l'ampleur du polymorphisme, mais également impossible d'émettre une diagnose qui se voudrait exhaustive. Les formes rencontrées sont de petite taille (2-3 cm maximum) et plutôt allongées. A l'image d'une *Crassostrea* actuelle, les valves gauches sont bombées alors que les droites sont plutôt plates et légèrement lamellaires. La charnière est cependant bien de type exogyriforme ce qui ne laisse aucun doute quant à sa classification dans la famille des Gryphaeidae.

Répartition (figs 1-6 et 1-18)

Espèce essentiellement considérée comme cénomaniennne, elle s'étend cependant de l'Albien supérieur au Turonien. Bien que rarement illustrée, elle est abondamment citée dans de nombreuses publications (cf. Dhondt *et al.* 1999 pour une bibliographie plus exhaustive) concernant principalement le pourtour téthysien : Algérie, Asie centrale, Maroc, Niger, Nigeria, Sicile et Calabre, Tunisie, Vendée, ...

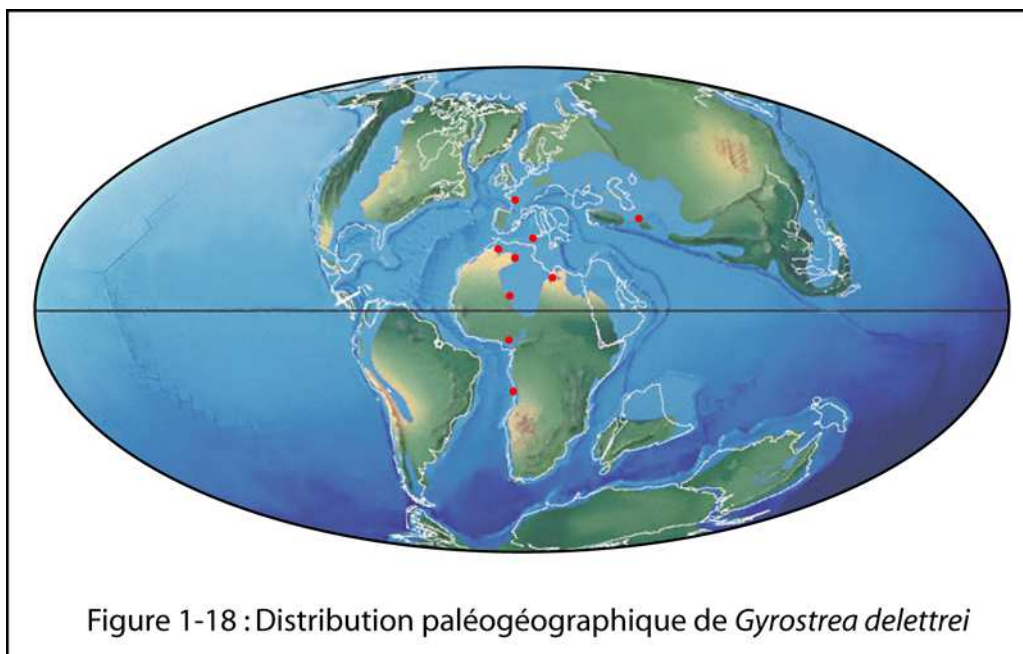


Figure 1-18 : Distribution paléogéographique de *Gyrostrea delettei*

3.1.2 Ostreidae Rafinesque, 1815

3.1.2.1 Crassostreinae Torigoe, 1981

Curvostrea rouvillei (Coquand, 1862)

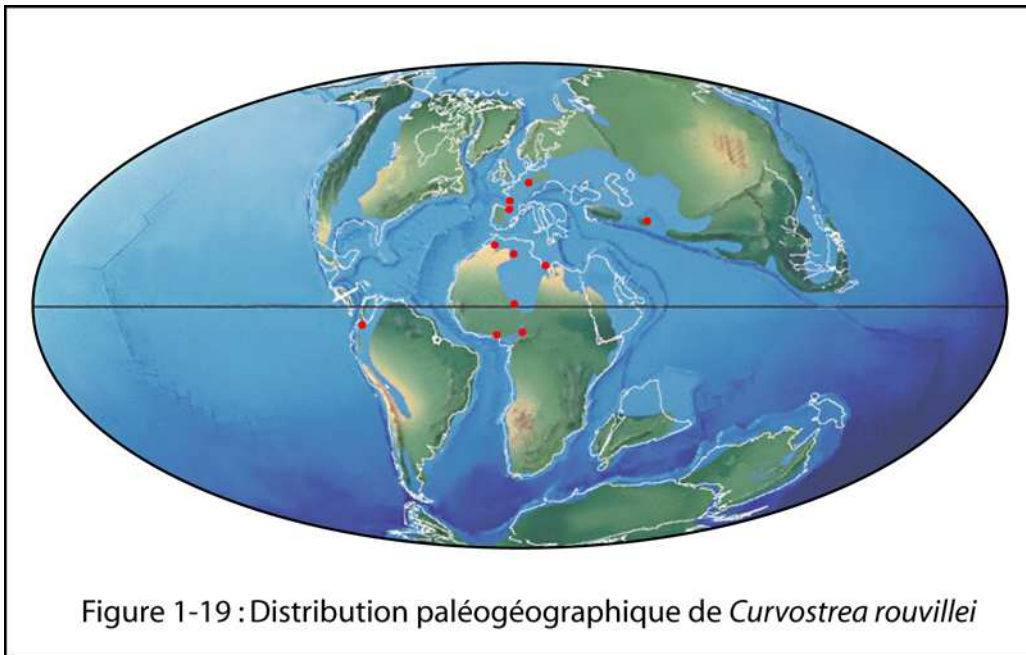
Planche 7, figure 3

- | | |
|------|---|
| 1862 | <i>Ostrea rouvillei</i> Coquand, p. 232, pl. 22, fig. 8-10 ; |
| 1869 | <i>Ostrea rouvillei</i> Coquand : Coquand, p. 89, pl. 21, fig. 3-6, pl. 24, fig. 7-11 ; |
| 1869 | <i>Ostrea rediviva</i> Coquand, p. 154, pl. 42, fig. 8-11, pl. 54, fig. 18 ; |

- 1887 *Ostrea wegmanniana* d'Orbigny : White, p. 28, pl. 3, fig. 14-18 ;
 1912 *Liostrea rouvillei* (Coquand) : Pervinquièrre, p.168 ;
 1937 *Ostrea castellobranchoi* Maury, p.154-157, pl. 7, fig.1-5 ;
 1971 *Curvostrea rediviva* (Coquand) : Stenzel, p. N1168, fig. J142 ;
 1972 *Liostrea rouvillei* (Coquand) : Freneix, p. 97, fig- texte 10A-D;
 1986 *Curvostrea rouvillei* (Coquand) : Freneix et Viaud, p. 47, pl. 5, fig. 5-8;
 1989 *Curvostrea rouvillei* (Coquand) : Kuss et Malchus, p. 895;
 1990 *Curvostrea rouvillei* (Coquand) : Malchus, p. 154-155, pl. 14, fig. 1-7, 16;
 1999 *Curvostrea rouvillei* (Coquand) : Seeling et Bengtson, d, p. 761, fig. 12a-d;

Description

Là encore, étant donné qu'un exemplaire seulement a pu être échantillonné sur toutes les coupes étudiées, il paraîtrait présomptueux de vouloir émettre une description. L'individu récolté est très allongé, linguliforme, mais au contour très tordu. La surface de son test est très irrégulière, marquée par des stries de croissance plus ou moins prononcées mais jamais lamellaires. Mise à part cette distorsion de la coquille, le spécimen peut être considéré comme subéquivalve.



Répartition (figs 1-6 et 1-19)

L'espèce est très largement répandue en Afrique (Algérie, Congo, Gabon, Maroc, Niger, Tunisie, Sahara...), en Asie centrale, en Europe (Allemagne, Espagne, France...) et au Pérou. Malgré le fait que le seul spécimen que nous ayons pu récolté en charentes soit du Cénomaniens moyen, son acmé semble plutôt Turonien / Coniacien, compte-tenu de ses autres occurrences connues

Acutostrea aff. *incurva* (Nilson, 1827)

Planche 7, figure 4-6

- 1827 *Ostrea incurva* Nilson, p. 30, pl. 7, fig. 6 ;
- 1827 *Ostrea curvirostiris* Nilson, p. 30, pl. 6, fig. 5 ;
- 1827 *Ostrea acutostiris* Nilson, p. 30, pl. 6, fig 6 ;
- 1869 *Ostrea curvirostiris* Nilson, Coquand, p. 67, pl. 35, fig. 16-22 ;
- 1869 *Ostrea acutostiris* Nilson, Coquand p. 75, pl. 35, fig 8-9 ;

Description

Bien qu'a priori sub-automorphes, les individus prélevés présentent tous des contours différents témoignant encore une fois de la grande plasticité des huîtres *s.l.* . On notera quand même que les valves sont plutôt arrondies, sub-équivalves, très plates et relativement lisses (mis à part la marque de quelques stries d'accroissement). Le crochet est droit à légèrement incurvé et possède un important sillon central au niveau de l'aire ligamentaire. L'insertion musculaire est quant à elle semi-circulaire. Les individus ont une taille modeste comprise entre 2 et 3,5 cm.

Répartition (figs 1-6)

Rencontrées uniquement au Cénomaniens, cette espèce était jusqu'alors considérée comme exclusivement sénonienne. Elle est cependant rarement mentionnée dans la littérature de par sa faible occurrence. Les limites morphologiques et donc stratigraphiques sont incertaines et mériteraient d'être affinées.

Remarques

Cette espèce peut être considérée comme rare dans le Cénomaniens charentais puisqu'elle n'a été trouvée qu'à deux reprises dans deux niveaux différents (C1 et D de l'Ile Madame). Cela est d'autant plus surprenant que les individus récoltés semblaient former un important « bouquet » d'une demi douzaine d'individus fixés par le crochet. L'affleurement étant situé sur un platier rarement dégagé, il ne fut permis d'en observer qu'une seule fois. La morphologie des spécimens récoltés peut paraître parfois très proche de certains spécimens figurés par Coquand (1869) et Nilson (1827), mais la ressemblance est loin d'être systématique. Etant donné la répartition stratigraphique de *Acutostrea incurva* (Nilson) il pourrait s'agir (en l'absence de matériel complémentaire) d'une variété précurseur.

Crassostrea gryphoides (Schlotheim, 1813)

Planche 8, figure 5-7

- 1813 *Ostracites gryphoides* Schlotheim, in Leonhard's Taschenb., VII, p.52 ;
- 1813 *Ostracites gingensis* Schlotheim, in Leonhard's Taschenb., VII, p.72 ;
- 1819 *Ostrea crassissima* Lamarck, t. 6, p. 217 ;

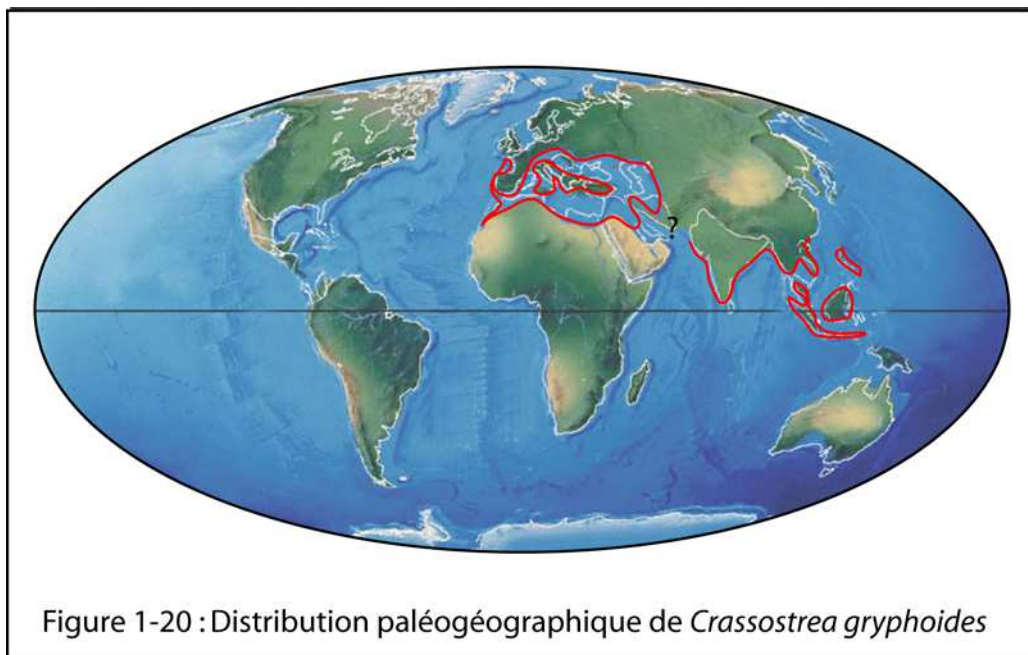
- 1834 *Ostrea longirostris* Goldfuss, t. 2, p.26 ;
 1897 *Ostrea gigensis* Schlotheim, Sacco, part. 23, p. 10, pl. 3, fig. 29 ;
 1956 *Gryphaea gryphoides* (Schlotheim), Lecomte et Ranson, p.30-32, pl. 13, fig.1-5 ;
 1971 *Crassostrea crassissima* (Lamarck), Laurain, p. 62-65, pl. 1-2 ;
 1980 *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim), Laurain, p.21-43, pl. 1 ;

Description

Espèce très polymorphe dans sa forme et dans sa taille adulte, elle possède un test très lamellaire. La valve gauche est légèrement plissée chez les individus les plus jeunes. Sa forme est généralement très allongée (jusqu'à une trentaine de centimètres pour les spécimens observés), mais devient très xénomorphe lorsqu'elle se concentre en crassats. Cette espèce était autrefois scindée en deux, l'une appelée *C. gryphoides*, l'autre *C. gigensis*. La première était considérée comme moins trapue que la seconde, mais les études morphologiques menées par Laurain (1980) ont pu montrer qu'il s'agissait bien d'une seule et même espèce. Ces différentes morphologies étaient induites par des facteurs externes telle que la densité de population, leur position et leur situation dans le crassat. Si l'on devait réutiliser cette ancienne terminologie nous pourrions dire que la majorité des individus rencontrés serait plutôt du type « *gigensis* ». Le talon est souvent développé de manière importante et résulte, d'après Lecomte et Ranson (1956), de « l'envasement progressif de l'animal au cours de son existence ».

Répartition (figs 1-6 et 1-20)

C'est une espèce mio-pliocène principalement répartie sur le pourtour méditerranéen. Elle est abondamment citée en Afrique du Nord (jusque sur la côte atlantique marocaine), en Europe (mer des faluns, méditerranée), et en Indo-Pacifique.



Rapports et différences

C'est une huître creuse jusqu'alors classiquement admise comme l'ancêtre de l'actuelle *Crassostrea virginica* (Gmelin) (Lecointre et Ranson, 1956). Or, cette dernière vit aujourd'hui exclusivement sur les côtes atlantiques américaines (du Golfe du Saint-Laurent en passant par la Floride, les Caraïbes, la péninsule de Yucatan, le Mexique et le Venezuela). Il paraît donc surprenant de trouver de part et d'autre de l'Atlantique des populations d'une même espèce, évoluant conjointement pendant tout le Miocène, alors que le stade larvaire de *C. virginica* est de 2 à 4 semaines seulement. D'autre part, certaines études récentes (Lawrence, 1995 ; Kirby, 2000) montrent que *C. virginica* peut être définie en tant que telle dès le début du Miocène et aurait plutôt comme ancêtre *C. gigantissima*. Leurs travaux semblent ainsi plus en accord avec la répartition paléogéographique précédemment décrite.

3.1.2.2 Ostreinae Rafinesque, 1815

Ostrea lamellosa (Brocchi, 1814)

Planche 8, figure 1-4

- | | |
|------|---|
| 1814 | <i>Ostrea lamellosa</i> Brocchi, t. 2, p.564 ; |
| 1833 | <i>Ostrea boblayei</i> Deshayes, t. 3, p. 122 ; |
| 1889 | <i>Ostrea offreti</i> Kilian, p.712 ; |
| 1914 | <i>Ostrea lamellosa</i> Brocchi, Cossman et Peyrot, t. 2, p. 378, pl. 22, fig. 7-9 ; |
| 1920 | <i>Ostrea edulis</i> Linné var. <i>boblayei</i> Deshayes, Dollfus et Dautzenberg, p. 462, pl. 98, fig. 1-13, pl. 101, fig. 1 ; |
| 1952 | <i>Ostrea lamellosa</i> Brocchi, Lecointre et Ranson, p. 36-38, pl. 1, fig.1-3, pl. 2, fig. 1-5 , pl. 2, fig. 1-5 , pl. 4, fig. 1-7 , pl. 5, fig. 1-7 , pl. 6, fig. 2-3 ; |
| 1971 | <i>Ostrea edulis</i> Linné var. <i>boblayei</i> Deshayes, Laurain, p. 66, 87, pl. 3, fig. 5-8 ; |
| 1981 | <i>Ostrea offreti</i> Kilian, Lecointre et Ranson, p. 288, pl. 7-8 ; |
| 1985 | <i>Ostrea lamellosa</i> Brocchi <i>offreti</i> Kilian, Freneix <i>et al.</i> , p.5-6, pl. 1, fig. 5 ; |

Description

C'est une huître de forme sub-circulaire, parfois allongée dorso-ventralement. Les spécimens observés peuvent atteindre une vingtaine de centimètres. La valve droite est plane à légèrement convexe et est ornée de lamelles régulières et marquées. La valve gauche est très épaisse, peu concave et également très feuilletée. L'impression musculaire est très large et de forme sub-quadrangulaire (Freneix *et al.* 1988). La multitude de variations morphologiques chez cette espèce est à la mesure des nombreuses synonymies qui l'affectent. Parmi les caractères très variables, on peut noter la forme globale de la coquille (ronde ou étirée), l'importance du débit lamellaire de la coquille et la présence d'importantes costulations sur certains spécimens (sur l'une et/ou l'autre des valves). D'après ces critères, Ranson et Lecointre (1981) ont tenté de distinguer trois espèces se succédant dans le temps : *O. offreti* Kilian (= *Ostrea boblayei*) (Miocène), *O. lamellosa* Brocchi (Pliocène) et *O. edulis*

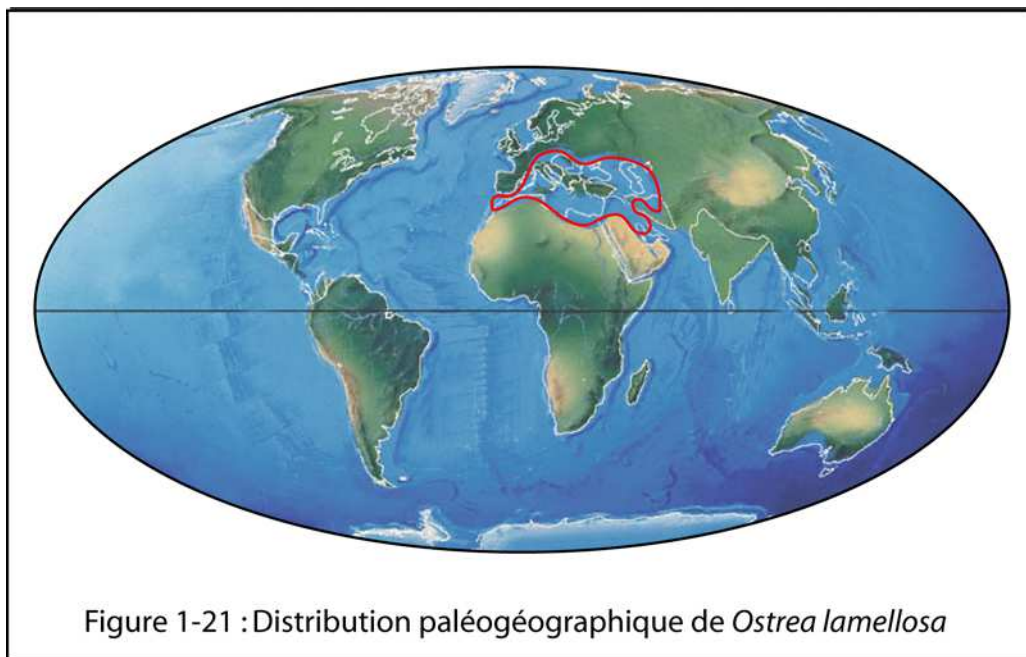
(Quaternaire-Actuel). Si cette dernière est classiquement admise par la communauté biologiste (Torigoe, 1981, Harry, 1985), la validité des deux autres (*O. boblayei* et *O. lamellosa*) est contestable. Les morphologies correspondantes se trouvent régulièrement mélangées (et accompagnées d'intermédiaires toujours difficiles à discriminer) et ce, tout au long des coupes étudiées allant du Tortonien au Pliocène. Dans cette étude seul le nom de *O. lamellosa* sera retenu, mais les qualificatifs de *lamellosa* et *boblayei* seront préservés pour qualifier les deux types de morphologies rencontrées.

Rapports et différences

Cette espèce peut être considérée comme l'ascendante directe de *Ostrea edulis* avec qui elle est d'ailleurs fréquemment confondue par les auteurs. La faible évolution des huîtres en général, ainsi que leur grande plasticité, interviennent également dans la confusion de ces deux espèces.

Répartition (figs 1-6 et 1-21)

Ostrea lamellosa semble apparaître au Miocène inférieur dans le bassin méditerranéen pour rapidement s'étendre au cours du Miocène moyen et supérieur : on la trouve alors depuis la côte atlantique du Maroc jusqu'à l'embouchure de la Loire (France), dans le bassin de Vienne, en Hongrie, en Tchécoslovaquie, en Pologne, en Plate-forme russe et au Caucase (Freneix *et al.*, 1988).



3.1.2.3 Lophinae Vyalov, 1936

Rastellum (Arctostrea) carinatum (Lamarck, 1806)

Planche 9, figure 1-6

- | | |
|------|---|
| 1806 | <i>Ostrea carinata</i> Lamarck, t. 8, p. 160 ; |
| 1819 | <i>Ostrea colubrina</i> Lamarck, t.6, 1ère part., p. 216, n° 10 ; |
| 1824 | <i>Ostrea macroptera</i> Sowerby, pl. 72, fig. 1-4; |
| 1848 | <i>Ostrea carinata</i> Lamarck : d'Orbigny, p. 714, pl. 474, fig. 1-5 ; |

- 1968 *Arctostrea colubrina ricordeana* (d'Orbigny), Carter, p. 459-463, pl.85, fig.4-5, pl. 86, fig. 1-4, 7, fig-texte 1-2;
 1971 *Rastellum (Arctostrea) carinatum* (Lamarck) : Stenzel, p. N1166, fig. J139 1a-b, 2a;
 1986 *Rastellum (Arctostrea) carinatum* (Lamarck) : Freneix et Viaud, p.49-50, pl. 6, fig. 1a-b ;

Description

Rastellum carinatum est une espèce très allongée, ce qui rend bien souvent son extraction difficile. Sa coquille subéquivalve est généralement très arquée, mais son rayon de courbure est très variable au stade adulte et au cours de l'ontogenèse. Ce rayon oscille entre des valeurs comprises entre 2 cm (souvent pour les plus jeunes) et l'infini. Il existe en effet de nombreuses coquilles quasiment rectilignes. La région cardinale est élargie, formant une section longitudinale évasée allant jusqu'au développement de petites ailes. Sur des coupes sériees, il est possible d'observer l'évolution de la forme interne allant d'une section plane à semi-circulaire puis trapézoïdale à angulaire. Le milieu des valves est plan et caréné. C'est le point de départ d'une ornementation de côtes très anguleuses pouvant se dichotomiser afin de former des dents aiguës très rapprochées (jusqu'à environ 5 par centimètre) le long de la commissure en zigzags. Ces dents sont très pointues. Elles sont plus denses le long de la commissure postérieure du fait de la courbure générale de la valve. Les deux valves jointes peuvent atteindre une épaisseur très importante (jusqu'à 5cm), la coquille devenant ainsi plus haute que large (niveau G1 de Port-des-Barques). L'espace interne reste cependant réduit car l'épaisseur des valves s'amplifie de manière importante. Cet épaississement du test est en partie aidé par la formation de nombreuses cavités entre deux feuillets coquilliers. L'espèce peut également présenter comme ornementation supplémentaire de petites épines hyotes se développant en milieu de costulation. Ces expansions ne sont pas systématiques et montrent un important polymorphisme tant dans la taille que dans la forme. Elles peuvent être longues, atrophiées, droites, courbes, perpendiculaires ou subparallèles à la surface de la valve. Selon Carter (1968), leur rôle peut être divers : protection face aux prédateurs, fixation et stabilisation sur un substrat meuble, aide à la nutrition en créant des turbulences amenant l'eau vers la région inhalante...

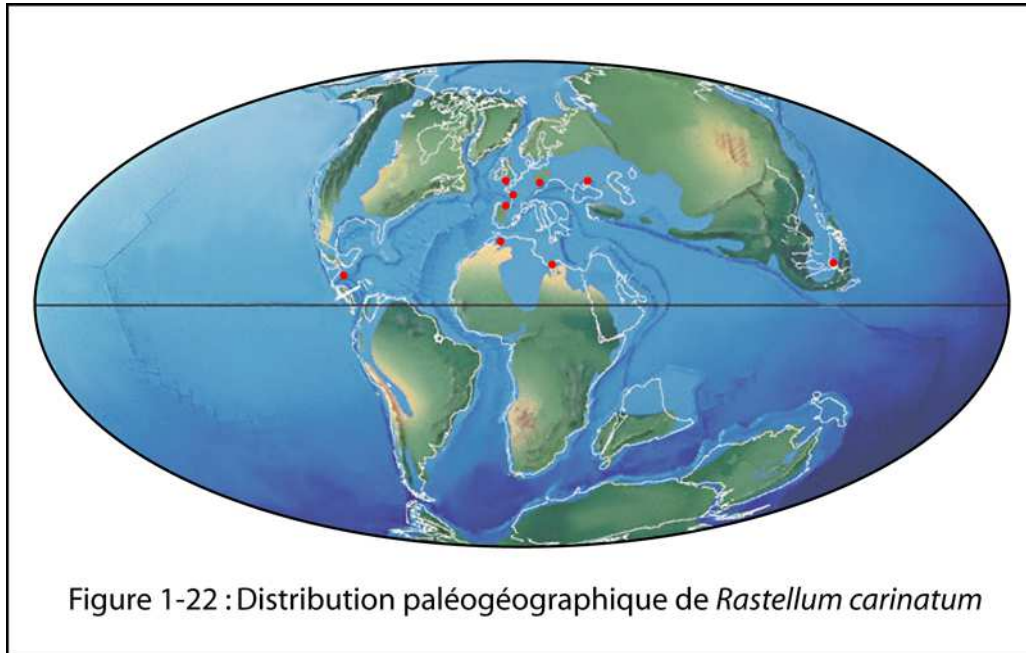
Rapports et différences

Comme l'explique Dhondt (1984), ce type de morphologie en « banane » est commun du milieu du Jurassique jusqu'à la fin du Crétacé. Si l'on tient compte de la variété morphologique intra-populationnelle et écophénotypique, il devient alors très difficile, voire impossible, de discerner des espèces différentes sur les critères morphologiques énoncés. Conscient que la longévité d'une espèce (selon une définition biologique du terme) est très vraisemblablement inférieure à 100 Ma (Dhondt, 1984), mais se refusant à définir arbitrairement la limite entre deux chronoespèces par la simple limite chronostratigraphique entre deux étages, nous garderons le nom de *Rastellum carinatum*, classiquement utilisé dans tout le Crétacé supérieur.

Répartition (figs 1-6 et 1-22)

D'après Freneix et Viaud (1986), cette espèce s'étendrait du Valanginien au Maastrichtien. Il est cependant difficile d'être plus précis (pour les raisons invoquées ci-dessus) d'un point de vue stratigraphique en l'absence d'étude biométrique complémentaire portant sur l'intégralité de ces séries. Sur ce manque de conclusion, la répartition paléogéographique quasi-cosmopolite de l'espèce n'est pas surprenante. On la rencontre en

Afrique, dans toute l'Europe, dans le Caucase, la Moldavie, au Mexique et même au Japon au cours du Crétacé inférieur.



Rastellum (Rastellum) diluvianum (Linné, 1767)

Planche 9, figure 7-8

- | | |
|------|---|
| 1767 | <i>Ostrea diluviana</i> , Linné, p. 1148; |
| 1869 | <i>Ostrea diluviana</i> Linné : Coquand, p.120, pl. 40, fig. 1-4 ; |
| 1887 | <i>Ostrea (Alectryonia) palmetta</i> Sowerby : White, p. 29, pl. 1, fig. 3-5; |
| 1913 | <i>Ostrea diluviana</i> Linné, Woods, pp.342-355, fig-texte 109, 115, 118, 119, 124, 125; |
| 1937 | <i>Lopha diluviana</i> (Linné) : Maury, pp.162,163, pl. 7, fig. 15; |
| 1937 | <i>Lopha euzebioi</i> Maury, p.158-161 ; |
| 1968 | <i>Arctostrea diluviana</i> (Linné) : Carter, p.463-464, pl. 85 ; |
| 1982 | <i>Lopha diluviana</i> (Linné) : Gründel, p.157-158, pl. 4, fig. 6-10 ; |
| 1986 | <i>Rastellum (Rastellum) diluvianum</i> (Linné) : Freneix et Viaud, p.50-51, pl. 6, fig. 2, 3 ; |
| 1994 | <i>Rastellum diluvianum</i> (Linné) : Malchus <i>et al.</i> , p.120-121, pl. 2, fig. 3, 5-8 ; |
| 1999 | <i>Rastellum diluvianum</i> (Linné) : Seeling et Bengtson., p.754-755, fig. 7a-f ; |

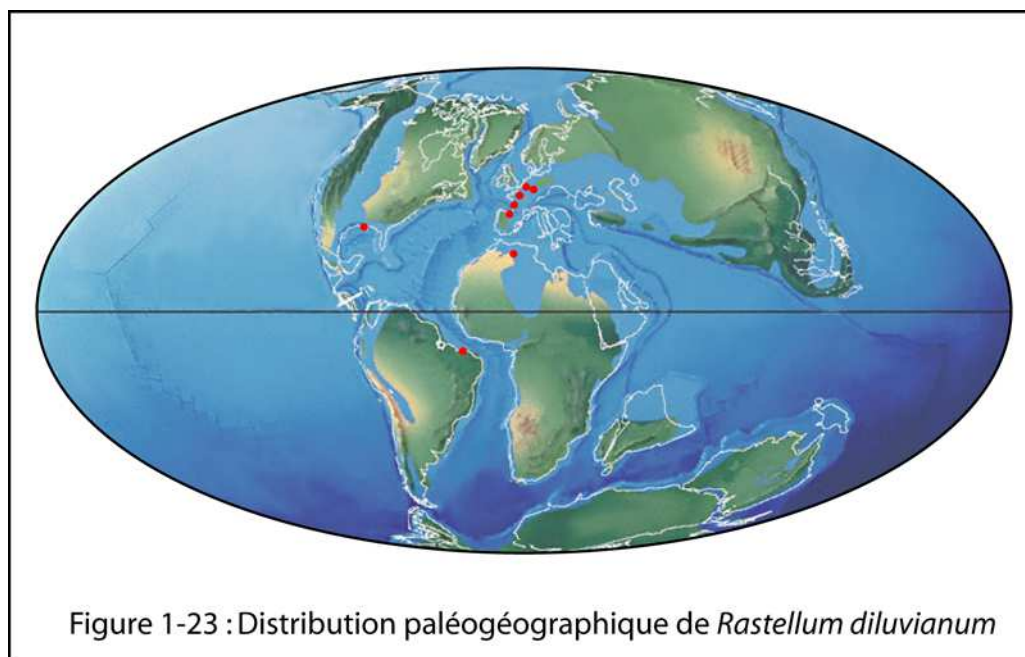
Description

C'est une huître aux valves plus hautes que larges, (environ 7cm x 5cm) en forme de « pépin », légèrement inéquilatérale. Les plis radiaux de son ornementation (caractéristique des *Rastellum* selon Stenzel (1971)) sont très développés en taille mais peu en nombre. Ils viennent former une importante denticulation très saillante en bordure de coquille. La formation de ces côtes est initiée par la valve gauche de l'animal : les individus xénomorphes plats en première partie de croissance (individus présentant une importante surface d'attache)

ne présentent pas de côte sur la valve supérieure. Les côtes de la valve droite ne se forment que par la nécessité de réaliser une commissure fonctionnelle, et donc a fortiori plissée, si la valve inférieure l'est également. L'impression musculaire réniforme est très prononcée. L'aire ligamentaire est triangulaire, parfois contournée, mais toujours très large.

Répartition (figs 1-6 et 1-23)

Malgré une faible extension stratigraphique (Albien terminal/Cénomanién) cette espèce a subi une véritable radiation et su coloniser une grosse partie du globe. On la signale notamment en Amérique du Nord (Texas) et du sud (Brésil), en Europe (France, Belgique, Allemagne, Espagne, Bohême), au sud du Nigeria, en Asie...mais, chose surprenante, jamais en Afrique du Nord !



Rastellum deshayesi (Fisher de Waldheim, 1835)

Planche 10, figure 1-3

- 1835 *Alectryonia desayesi* Fisher de Waldeim, p. 114 ;
- 1847 *Ostrea santonensis* d'Orbigny, p.736-737, pl. 484, fig. 1-3 ;
- 1869 *Ostrea desayesi* (Fisher de Waldeim) : Coquand, p. 87-88, pl. 21, fig. 1, pl. 22, fig. 1, pl. 23, fig. 1-2, pl. 24, fig. 1-3 ;
- 1977 *Rastellum (Arctostrea) deshayesi* (Fisher de Waldeim) : Sobetsky, p. 137-137, pl. 9, fig. 3, pl. 10, fig. 2 ;
- 1985 *Rastellum deshayesi* (Fisher de Waldeim) : Dhondt, p. 63, pl. 4, fig. a ;

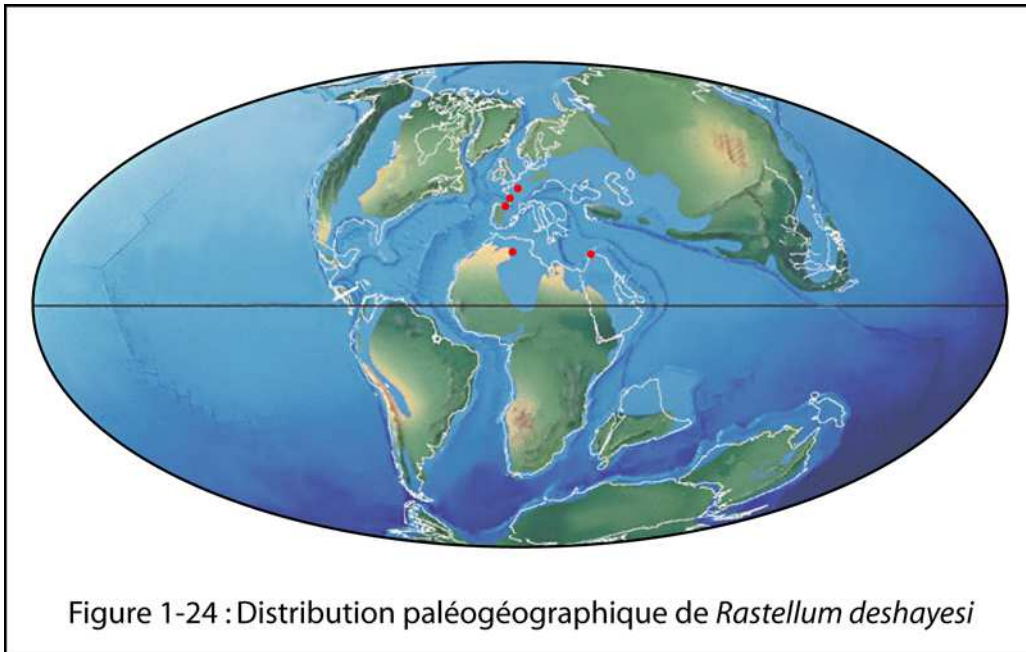
Description

Cette espèce est l'une des plus grosses que l'on puisse trouver dans le Cénomanién supérieur des Charentes. Certains individus atteignent plus d'une quinzaine de centimètres. La coquille est très épaisse et porte d'importantes côtes radiales anguleuses, plus ou moins

dichotomes. Comme chez toutes les *Rastellum*, ces côtes se terminent en bordure de coquille par la formation d'impressionnantes dents proportionnelles à l'ornementation. Partant d'une forme globalement ovale, la coquille se développe principalement sur sa bordure postérieure formant au final une coquille très inéquilatérale. L'aire ligamentaire est courte mais très large. L'empreinte musculaire réniforme est très marquée et de grosse taille. Malgré sa grande plasticité cette espèce est souvent sub-automorphe : les dessins « imprimés » sur l'extérieur de la valve inférieure (grosses côtes, surface d'attache...) peuvent être considérés comme « effacés » si l'on observe la surface interne lisse de la valve gauche.

Répartition (figs 1-6 et 1-24)

La littérature ne mentionne que rarement l'espèce malgré sa large répartition géographique. On la trouve fréquemment dans les bassins parisien et aquitain, mais elle a également été signalée par Coquand (1969) en Algérie, en Crimée, en Espagne, en Inde et à Tripoli. Bien que son acmé soit plutôt santonienne, la coupe coniacienne de St Césaire et les coupes du Campanien supérieur de la région de Royan en livrent fréquemment.



Rapports et différences

Cette espèce se rapproche beaucoup de *Rastellum diluvianum* sur de nombreux points. *Rastellum deshayesi* n'en diffère que par sa répartition stratigraphique, sa morphologie plus trapue et son gigantisme. Le caractère discontinu des coupes étudiées tant d'un point de vue stratigraphique qu'environnemental ne nous permet pas d'observer une réelle transition entre ces deux espèces mais une relation de parenté est fortement envisageable.

Agerostrea ungulata (Schlotheim, 1813)

Planche 10, figure 4-7

- | | |
|------|---|
| 1813 | <i>Ostracites ungulatus</i> Schlotheim, t.7, p. 112 ; |
| 1819 | <i>Ostrea larva</i> Lamarck, t.6, p.216 ; |

- 1819 *Ostrea dorida* Lamarck, t.6, p. 210 ;
 1827 *Ostrea lunata* Nilson, pl.6, fig. 3 ;
 1869 *Ostrea unguolata* (Schlotheim) : Coquand, p. 58-60, pl. 31, fig. 5-10;
 1971 *Agerostrea unguolata* (Schlotheim) : Stenzel p. N1158-1160, pl. J133, fig. 1a-e ;
 1990 *Agerostrea unguolata* (Schlotheim) : Malchus p. 162-163, pl. 15, fig. 8 ;

Description

Cette huître est très arquée à la manière de *R. carinatum*. Elle en est cependant très différente, à la fois dans la forme de ses denticules et dans ses proportions générales. Ses dents sont caractéristiques de l'espèce, par leur amplitude et leur rondeur. De ce fait, elles sont peu nombreuses et n'apparaissent progressivement qu'au cours de la croissance. Les individus les plus jeunes n'arborent alors que de légères ondulations en bordure de leur coquille. La partie centrale des valves peut être ainsi considérée comme sub-plane. Si l'on omet la taille de ses denticules, la largeur totale des deux valves est très faible (de l'ordre du centimètre).

Rapports et différences

Sa forme et surtout son ornementation très caractéristiques ne peuvent a priori mener à aucune confusion. Seuls les individus les plus plissés (réduisant d'autant l'amplitude de ses denticules) peuvent éventuellement ressembler de loin à *R. carinatum*. L'épaisseur de la coquille et surtout la forme arrondie de ses denticules sont de bons critères pour les différencier.

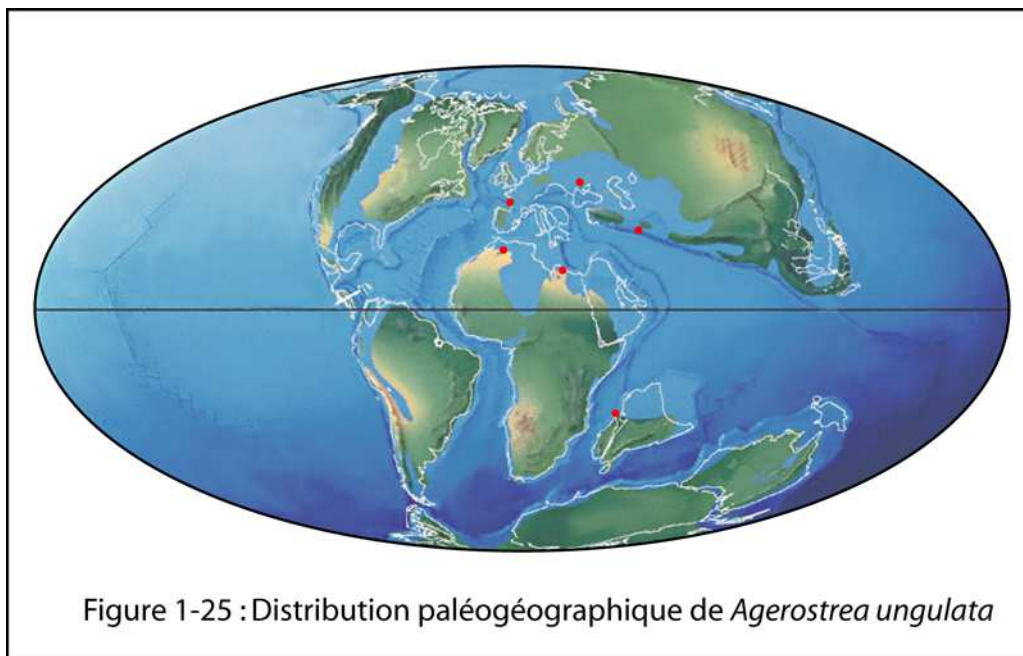


Figure 1-25 : Distribution paléogéographique de *Agerostrea unguolata*

Répartition (figs 1-6 et 1-25)

C'est encore une espèce à vaste répartition, surtout dans le domaine téthysien. Elle a été signalée en Afrique du Nord, en Espagne, en Europe centrale, à Madagascar, au Moyen Orient ...

D'un point de vue stratigraphique, cette espèce est globalement sénonienne, mais s'étend principalement du Santonien au Maastrichtien.

4 Conclusions

Cette étude est donc basée sur l'analyse de dix-huit espèces. Ces espèces se répartissent dans douze genres différents sur les quarante-quatre recensés actuellement. A l'échelle supérieure cela représente six des sept sous-familles existantes dans la classification adoptée. On peut donc considérer qu'au travers des deux périodes étudiées (Crétacé supérieur et Néogène final), ce travail possède un panel d'espèces relativement représentatif du groupe des *Ostreacea*. Plus encore il est possible d'établir un suivi de deux de ces groupes (*Crassostreinae* et *Pycnodonteinae*) entre les deux périodes.

4.1.1 Répartition stratigraphique des ostréidés

L'utilisation des huîtres en tant que marqueurs stratigraphiques est souvent déconsidérée (Malchus, 1996). Cependant, il paraît important de rappeler les atouts et les limites de ce groupe au regard des qualités nécessaires à un « fossile stratigraphique » :

- (1) **une répartition cosmopolite** : les huîtres semblent avoir montré leur aptitude à coloniser généralement des régions situées dans des domaines tempérés à chaud ; aucun exemple d'espèce d'huître rencontré dans cette étude ne restreint son extension à un seul petit bassin ;
- (2) **une répartition stratigraphique restreinte** ; cette caractéristique est très hétérogène suivant les espèces. *Pycnodonte vesicularis* se répartit quasiment sur tout un sous-système (le Crétacé supérieur) alors qu'à contrario *Pycnodonte biauriculata* atteint l'acuité d'une zone à ammonite du Cénomanién supérieur (la zone a Naviculare) ;
- (3) **une répartition stratigraphique synchrone** ; la comparaison des zones d'extension entre les données obtenues sur le bassin aquitain et celles du reste du monde sont assez proches ; les seules exceptions sont *Gyrostrea delettei* et *Curvostrea rouvillei* mais cette différence est probablement imputable à la rareté de ces espèces sur le terrain et donc la méconnaissance globale qui en découle sur leur véritable extension stratigraphique ;
- (4) **une abondance du taxon** ; c'est principalement là leur point fort ; la prolifération des huîtres dans de nombreux milieux bio-sédimentaires et leur remarquable capacité de préservation face à la diagenèse (principalement imputable à leur test robuste en calcite) les élèvent bien souvent au rang des macro-fossiles les plus abondants des coupes géologiques du Crétacé à l'Actuel ;
- (5) **une identification aisée** ; s'il paraissait nécessaire de bien fixer les limites et les problèmes relatifs à l'identification des espèces dans ce chapitre, il convient également de dédramatiser le problème ; le nombre d'espèce d'ostréidés au cours des temps géologiques reste restreint et les risques de confusion entre deux groupes sont donc faibles et souvent propres à quelques individus seulement ; seules les lignées de chronoespèces (*Rastellum diluvianum*/*Rastellum deshaysi*, *Rastellum carinatum*, *Neopycnodonte navicularis*/ *Neopycnodonte cochlear*) peuvent porter à confusion mais ce problème n'est pas propre aux ostréidés (cas des *Micraster* chez les échinides, exemples divers chez les ammonites, les rudistes...).

L'utilisation des huîtres en tant que marqueur stratigraphique reste donc globalement mitigé, mais est évidemment relatif à la précision que l'on en attend. Mise à part l'exception

de *Pycnodonte biauriculata*, l'extension des espèces rencontrées est généralement de plusieurs étages. De plus, il existe encore de trop nombreuses disparités entre les données issues de la littérature et celles relevées sur le terrain (fig. 1-6) et un effort important doit être fait pour vérifier toutes ces données. Cependant l'abondance des taxons le long des coupes situées en domaine de plateforme rend les biozones d'exclusion particulièrement robuste. De cette manière, il devrait être alors possible de descendre à une précision de l'ordre de l'étage.

Le choix des deux périodes d'études Crétacé supérieur et Néogène final permet de se faire une idée plus large sur l'évolution des huîtres depuis leur apparition au Trias. D'un point de vue systématique, il est possible de constater que les deux familles d'Ostreacea ne se répartissent pas de manière homogène sur ces deux époques. Les *Ostreidae* peuvent ainsi être considérées comme le groupe majoritaire au Tertiaire alors que les *Gryphaeidae* se distribuent plutôt majoritairement au Secondaire.

4.1.2 Répartition paléogéographique des ostréidés

Au premier abord, cette étude semble restreinte à deux seules zones d'études principales que sont, la bordure nord-est du bassin aquitain pour la période Crétacé supérieur et le petit bassin andalous de Sorbas en marge de la mer Méditerranée pour le Néogène final. Cependant les figures 1-8 à 1-12 et 1-15 à 1-25 viennent nuancer cette impression. L'une des caractéristiques particulières de ce groupe est leur vaste distribution géographique au cours des temps géologiques. Cette caractéristique paraît surprenante si l'on considère que la durée du stade larvaire chez les ostréidés est réduite à une période de deux à quatre semaines (exemple de *Crassostrea virginica*, Actuelle). Dans l'actuel, une durée aussi courte ne permet pas de couvrir d'aussi grandes distances (Olivier Guelorget, université de Montpellier II, com. pers.). Chez *Ostrea edulis*, cela se traduit par l'émergence de morphologies divergentes entre les populations de la Mer du Nord et celles de la Mer Méditerranée (Olivier Guelorget, université de Montpellier II, com. pers.). Cela sous-entend donc une très grande rapidité d'expansion pour que les différences morphologiques entre les sites les plus éloignés restent discrètes. Ce résultat est d'autant plus valable pour les espèces crétacées qui possèdent des extensions géographiques souvent supérieures à celles des espèces Néogène.

Chapitre II

Cadre géologique

Cadre géologique

1 Introduction

Si le but de cette étude est de comprendre comment se répartissent les différentes espèces d'ostreïdés et comment s'organisent leurs assemblages, il paraissait important de multiplier au maximum les exemples d'analyses. Un tel travail réalisé sur seulement quelques coupes en diminuerait fortement la portée des conclusions. C'est pourquoi les études sur le terrain tiennent une part importante dans ce travail. Près de 30 coupes principales ont donc été analysées au travers de deux grands exemples, le Crétacé supérieur nord-aquitain et le Néogène supérieur andalou. Cette approche permet ainsi une analyse multi-échelles, temporelle et spatiale, des ostreïdés.

(1) Spatiale :

à l'échelle du banc : les coupes étudiées n'ont pas seulement été levées le long d'une ligne verticale mais il a paru important de tenir compte des variations latérales à l'échelle de quelques mètres, quelques dizaines de mètres, voire même (quand cela était possible) quelques centaines de mètres ;

à l'échelle du bassin : les affleurements se répartissent majoritairement en domaine de plateforme (là où il est possible de rencontrer des huîtres) ; ils ont bien souvent été choisis dans le but de rencontrer le maximum de formations ou unités lithologiques décrites dans la littérature.

(2) Temporelle

à l'échelle du banc : grâce à un échantillonnage serré banc par banc il est possible d'observer les apparitions, disparitions, relais et autres changements fauniques au sein même d'une surface stratigraphique, au sein du banc ou à l'échelle de quelques bancs ;

à l'échelle de l'étage : l'évolution des faunes peut être suivie au niveau des différents étages étudiés à savoir le Cénomanien, la base du Turonien, le Campanien, le Messinien et une partie du Pliocène ;

à l'échelle d'un système : de manière similaire, le Cénomanien peut être comparé au Campanien et le Messinien au Pliocène.

2 Matériel et méthodes

2.1 Méthodes

2.1.1 Récolte et comptage des faunes

Sur chacune des coupes étudiées sont répertoriées l'abondance et la diversité des ostreïdés qui y sont présents. Cet échantillonnage est effectué de manière continue. Les échantillons sont prélevés banc par banc lorsque ceux-ci sont reconnus comme homogènes, mais peuvent être plus serrés lorsque des variations en faunes ont été perçues au sein d'une même unité lithologique.

L'analyse des faunes d'ostreïdés le long des coupes tient essentiellement compte dans cette étude de deux paramètres qui sont la diversité spécifique et la densité des assemblages :

- (1) L'analyse de la diversité recense chacune des espèces rencontrées pour chacun des bancs. Elle est complétée par l'estimation des proportions de chacune d'elle dans l'assemblage. Afin d'être le plus représentatif possible, la majorité des comptages fut effectuée directement sur le terrain, permettant ainsi d'obtenir des pourcentages sur un plus grand nombre de valeurs et d'éviter tout biais d'échantillonnage.
- (2) La mesure de la densité des assemblages est une méthode plus subjective que la précédente. Elle consiste à recenser le nombre d'individus présents pour un espace donné. Le choix fait dans cette étude était de compter le nombre d'individus, non pas par unité de volume (pouvant mélanger plusieurs « lignes-temps ») ni par unité de surface (trop peu souvent réalisables sur des coupes verticales), mais par mètre linéaire. Il s'agit de compter sur le terrain combien d'individus étaient alignés le long d'une corde d'un mètre. La force de cette méthode est donc de pouvoir prendre un maximum de mesures dans n'importe quel type de coupe (verticale ou sur une surface structurale) et de pouvoir suivre très précisément l'évolution des assemblages dans le temps. Cependant, parmi les défauts de cette méthode, il faut reconnaître que les valeurs obtenues peuvent être sujettes à de grandes variations. Il devient alors nécessaire, dans un premier temps, de multiplier les comptages et d'en réaliser une moyenne. Cela n'est cependant pas suffisant : dans le cas de lumachelle où les individus sont jointifs, la densité mesurée est directement fonction de la taille des individus. D'autre part, la distribution des individus est rarement homogène. Par exemple, dans le cas des vasières carbonatées, de nombreuses espèces ne parviennent à s'implanter dans un tel environnement que par une fixation sur un claste ou un organisme tiers. Les organismes sont ainsi répartis en îlots et rendent la mesure obsolète. De nombreux autres cas analogues, bien connus chez les écologistes actuels, peuvent aisément être observés sur une surface structurale, mais sont difficiles à mettre en évidence sur une simple coupe ; si la valeur absolue de cette mesure est donc à manier avec précaution, elle ne demeure pas moins un outil intéressant pour des comparaisons ultérieures.

2.2 Cadre géologique

2.2.1 Le Cénomano-Turonien nord-aquitain

Le choix de la plateforme cénomaniennne nord - aquitaine comme terrain d'étude se justifie sur plusieurs points.

- (1) Tout d'abord, la qualité des affleurements est souvent exceptionnelle. La majorité des coupes présentées se situe en falaise au bord de mer. Les fronts sont donc renouvelés fréquemment par effet d'érosion. Les échantillonnages peuvent être multipliés et les structures et figures sédimentaires sont soulignées constamment par l'érosion.
- (2) La richesse faunique de cette région est reconnue depuis longtemps. Dès le milieu du XIXème siècle, de nombreux auteurs célèbres (notamment Arnaud et d'Orbigny, Coquand, Cotteau...) en font déjà leur « terrain de chasse » pour tout type de faune : échinides, bivalves (rudistes, pectinidés et bien sur, ostréidés), foraminifères... Il faut également rappeler que cette région offre une coupe quasiment continue sur l'ensemble du Cénomanienn, mesurant plus

de cinquante mètres de puissance (secteur de référence de l'île Madame) et que le secteur Campanien étudié se situe à proximité de la région stratotypique historique (Neumann et Odin, 2001).

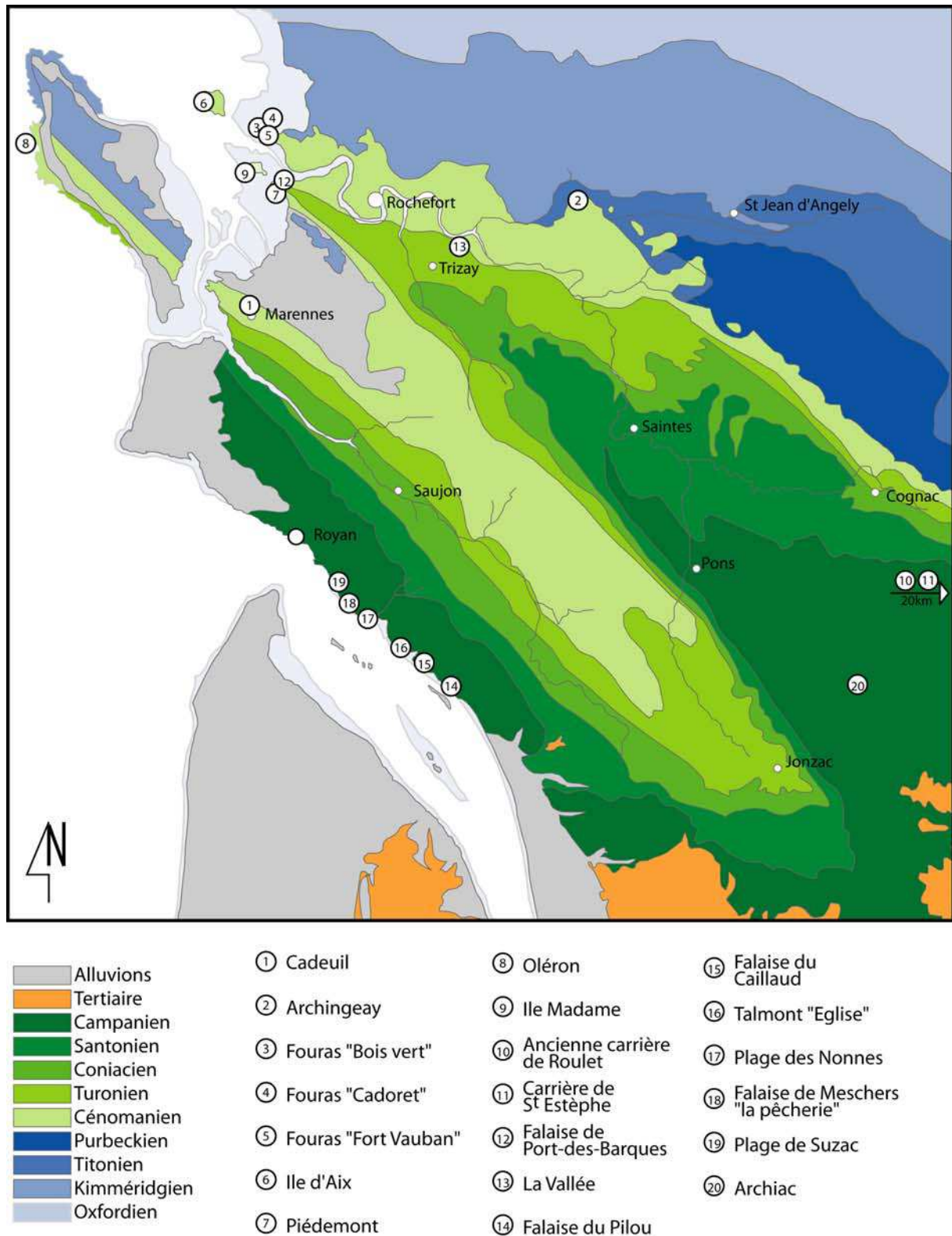


Figure 2-1 : Localisation des affleurements du Crétacé supérieur étudiés dans cette thèse

- (3) Cette étude ayant pour but général de réaliser une analyse paléoécologique sur le groupe des ostréidés, il paraissait important de les analyser sur le plus vaste panel d'environnements différents. Il est alors possible de mieux cerner les limites d'implantation de certains groupes, de comprendre leur mise en place et les relais fauniques qui pourraient s'y effectuer. A cette époque se déroule justement une grande transgression mondiale du second ordre. Cette transgression cénomaniennne progresse, dans le bassin aquitain, du sud ouest vers le nord et l'est et fonctionne de manière saccadée. De nombreux environnements différents y sont observables de manière itérative au cours du temps.

L'étude a été effectuée au travers de l'analyse d'une douzaine d'affleurements principaux répartis dans les Charentes (fig. 2-1). Ceux ci sont distribués sur tout le CénoManien et peuvent parfois couvrir une partie de l'Albien terminal ou le Turonien basal (fig. 2-2).

Chacune de ces coupes est décrite dans un cadre chronostratigraphique pré-établi par Moreau (1993) et Néraudeau *et al.* (1997). Ils divisent ainsi le CénoManien en sept unités, étiquetées de « A » à « G », et réparties comme suit :

- CénoManien inférieur ; il est composé des unités A et B ; l'unité A est une alternance de sables et d'argiles laguno-continentales ; l'unité B est constituée de barres carbonatées riches en orbitolines (sous-unité B1 et B3) séparées par un niveau sablo-argileux glauconieux (sous-unité B2) ;
- CénoManien moyen ; ce sous-étage comprend les sous-unités C1, C2 et C3 ; il s'agit de bancs carbonatés marquant le summum de développement de la plateforme avec l'implantation de nombreux rudistes ;
- CénoManien supérieur ; il s'étend de la sous-unité C4 à la sous-unité G2 ; il montre une forte diversité d'environnements avec le développement de bioconstructions à huîtres (unité E), de niveaux bioclastiques riches en *Ichthyosarcolithes* (unité F), de milieux carbonatés marqués par une hausse du niveau eustatique annonçant le maximum d'approfondissements situé dans le Turonien basal.

La majorité des affleurements étudiés est concentrée sur le CénoManien inférieur (9 coupes), une plus faible proportion aborde au moins en partie le CénoManien supérieur (6 coupes), mais rares sont les affleurements de CénoManien moyen (2 coupes). Cependant, chacune des unités est au moins analysée par un minimum de deux coupes, permettant ainsi de rendre compte de la répartition spatiale des ostréidés à un temps donné (fig. 2-2).

2.2.2 Le Campanien supérieur nord-aquitain

L'étude des huîtres du Campanien nord-aquitain a pour but d'obtenir un deuxième niveau de référence concernant les types de peuplements d'huîtres au Crétacé supérieur.

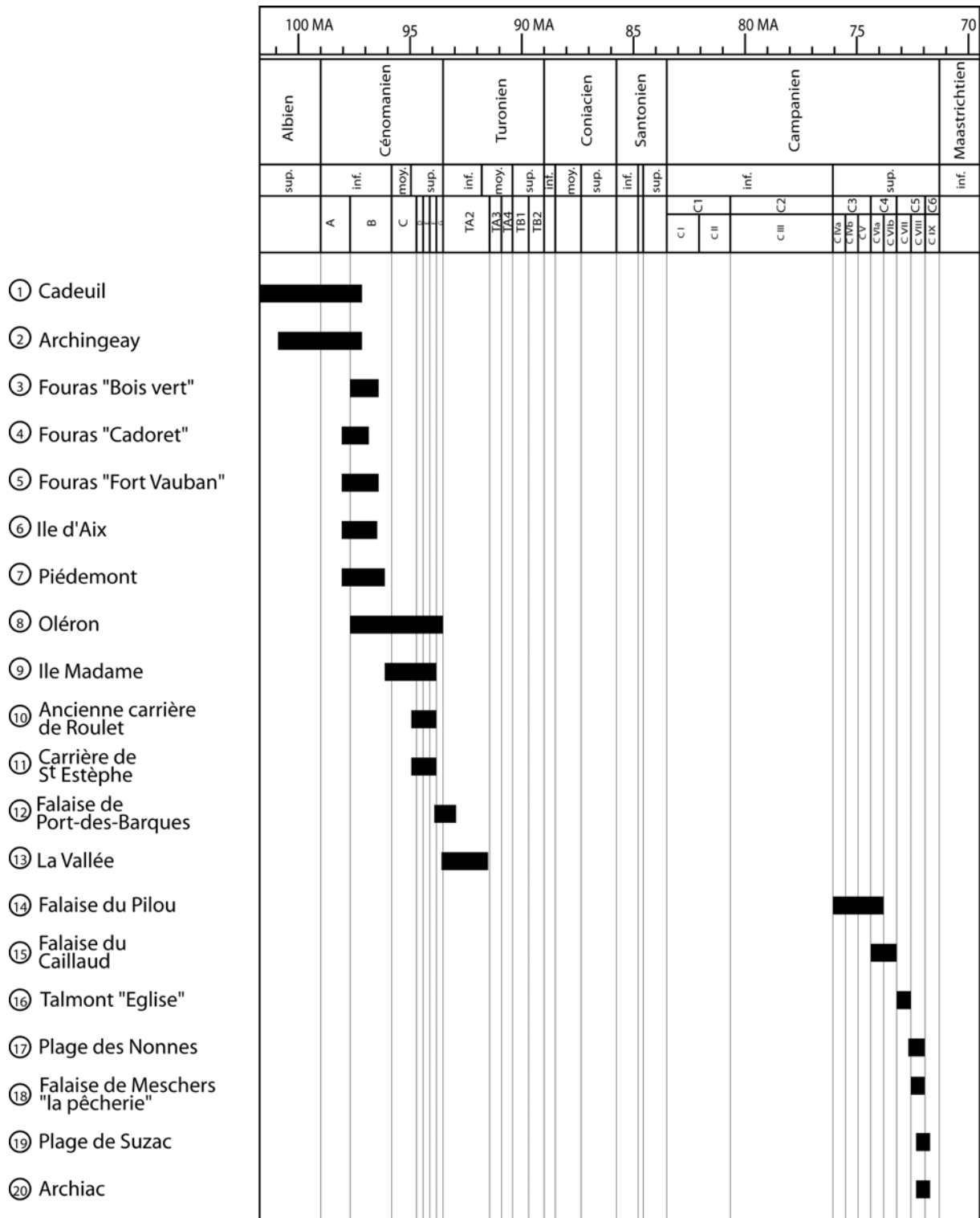


Figure 2-2 : Couverture stratigraphique des affleurements étudiés dans cette thèse.

Le Campanien est l'étage du Crétacé supérieur le plus important avec plus de 200 mètres de sédiments en Charentes. Il représente ainsi plusieurs types d'environnements différents répartis entre le circo-littoral inférieur et l'infra-littoral médian. Deux types de nomenclature permettent de le subdiviser. La première est un découpage lithologique comportant six unités numérotées en chiffres arabes (de 1 à 6) (Platel, 1989, 1996 ; Villier, 1995). La deuxième, établie par les travaux de Andreieff et Marionnaud (1973), Neuman *et*

al. (1983) et Platel (1989, 1996) est un découpage en biozones à foraminifères, numéroté en chiffre romains (de I à IX):

- le Campanien 1 (= biozone C I et C II) ; il est représenté par près de 50 mètres de calcaires crayeux ; ils montrent sur les falaises de Gironde une forte stratification rythmique marquée par l'abondance des spongiaires et des nodules siliceux gris/noirs ;
- le Campanien 2 (= biozone C III) ; il est constitué d'une alternance crayo-marneuse ici encore très rythmée ; les spongiaires et les bryozoaires y sont toujours dominants mais les nodules siliceux y sont moins abondants ;
- le Campanien 3 (= biozone C IVa et b, C V) ; c'est un calcaire marno-crayeux blanc à jaune de 50 mètres d'épaisseur ; sa stratification est très faiblement marquée en C IV alors qu'elle réapparaît nettement en C V ;
- le Campanien 4 (= biozone C VIa et b) ; calcaire plus bioclastique que les précédents, il est marqué sur la côte par l'arrivée de *Orbitoides media* alors que son apparition se fait postérieurement plus au sud-est ;
- le Campanien 5 (= biozone C VII et C VIII) ; c'est un niveau riche en faune de calcaires crayeux bioclastiques qui développent des rudistes dans leur partie inférieure et d'importantes lumachelles à huîtres dans leur partie supérieure ;
- le Campanien 6 (= biozone C IX) ; appartenant anciennement au Maastrichtien basal (Platel, 1996), cette partie peu épaisse n'est visible que dans de rares coupes non étudiées ici.

Les interprétations paléo-environnementales sont issues des analyses sédimentologiques (réalisées par Platel, 1989 ; 1996) et paléontologiques (réalisées par Villier, 1996 ; Villier *et al.*, 1997 ; Néraudeau et Villier, 1997).

Sur les sept coupes analysées, six se répartissent sur les falaises littorales de l'estuaire de la Gironde (entre les communes de Barzan et de Suzac). La dernière coupe se situe quant à elle dans les terres (50 km plus à l'est dans le département de la Charente) et permet d'élargir la zone d'étude (fig. 2-1). Toutes se situent exclusivement dans le Campanien supérieur (fig. 2-2).

2.2.3 Le Mio-Pliocène andalou

L'étude du Néogène s'est effectuée en Andalousie dans les bassins de Sorbas et de Vera. Le premier bassin a servi de cadre pour une série de sept affleurements fossilifères tortoniens à messiniens et le deuxième a été choisi pour la richesse de deux de ses coupes pliocènes. Ces deux bassins font parti d'un vaste ensemble de petits bassins perchés péri-méditerranéens. Ils sont connectés par un seuil étroit localisé entre les Sierras de Bedar et Cabrera. Grâce à ce contact, ces deux bassins possèdent de nombreuses similitudes dans leur remplissage sédimentaire. Leurs dépôts sont d'âge néogène et reposent directement sur un socle bétique métamorphique.

2.2.3.1 Le bassin de Sorbas

Le bassin de Sorbas se présente comme une grande dépression allongée est-ouest, remplie par des dépôts tortoniens à quaternaires (Conesa, 1997 ; Ott d'Estevou et Montenat, 1990). Ces dépôts peuvent atteindre une puissance totale de plus de 2500 mètres. La succession sédimentaire fut principalement définie par les travaux de Ruegg (1964), et

Dronker et Pagnier (d'après le travaux de Völk (1966) dans le bassin de Vera). Cette série est successivement composée par huit ensembles sédimentaires.

- (1) Une série de marnes bleues, de mégabréches et de turbidites (Formation de Chozas, sensu Völk, 1966). Cette formation tortonienne supérieure remplit près de 2000 mètres de bassin. La coupe de Paso de Almocaizar débute dans cette série.
- (2) Une série dénommée « Calcaire à Algues » (Formation de Turre, membre Azagador) vient sceller la formation de Chozas à la limite tortono-messinienne. Cet ensemble est visible sur la coupe de Cuevas de Almanzora.
- (3) Un deuxième épisode de marnes (Formation de Turre, membre Abad) vient occuper le centre du bassin sur près de 120 mètres. Ces marnes et silts messiniens appelés « marnes livides » sont parfois interrompus par de petits bancs calcaires ou diatomitiques. Ils sont visibles à la base de la coupe de Cerro Mandras et sous les récifs progradants du Ravin de Vereda.
- (4) Une série de calcaires bioclastiques, située en marge de bassin, et de récifs coralliens bioconstruits (Formation de Turre, membre Cantera) très riches en faune. Cet ensemble est le plus étudié. Il se retrouve dans les cinq coupes positionnées en bordure nord de la plateforme qui établissent un transect continent/talus du bassin (La Mela, Cerro de los Lobos, Cerro Mandras, Ravin de Vereda et Ravin de las Lavas) (fig. 2-3). Les coupes de la Mela et Cerro de Los Lobos sont formées de dépôts messiniens pré-évaporitiques. Elles sont, dans leurs tendances générales, très semblables, avec une première séquence transgressive tronquée au sommet par une seconde séquence érosive, exprimée par des formations littorales et récifales (Conesa, 1997 ; Néraudeau *et al.*, 2001). Cependant, dans le détail, leur corrélation lithostratigraphique est très délicate. En effet, la géométrie du bassin est telle que les cortèges de dépôts se tronquent ou se dilatent fréquemment selon la dynamique de la tectonique synsédimentaire. Plus éloignée de la bordure du bassin, la troisième coupe (Cerro Mandras) se place également dans le Messinien pré-évaporitique. A l'inverse des deux coupes précédentes (La Mela et Cerro de los Lobos), sa tendance est globalement régressive. Sa base correspond aux niveaux sommitaux de la première séquence transgressive de La Mela et de Cerro de Los Lobos et marque le maximum de profondeur de la série. Ensuite, la coupe montre le passage progressif de ces faciès marins francs à des niveaux de plus en plus pauvres en faune marine, se terminant par des faciès à mégarides et lentilles conglomératiques (Conesa, 1997 ; Néraudeau *et al.*, 2001). Pour terminer, deux sections étudiant la mise en place des récifs progradants ont été relevées (Ravin de Vereda et Ravin de las Lavas).
- (5) Une série gypseuse (Formation de Canos, membre Yesares) localisée au centre du bassin. Cette série est étudiée au travers de la coupe de Los Yesos, à l'ouest du bassin de Sorbas. Cette coupe est exceptionnelle car elle montre des niveaux fossilifères marins (riches en bivalves) intercalés dans les évaporites (Montenat *et al.*, 1980) et permet ainsi d'étudier quelques éléments de la faune marine contemporaine du dépôt des gypses (Lacour, 1999 ; Lacour et Néraudeau, 2000 ; Saint Martin *et al.*, 2000).
- (6) une série de calcaires oolithique, grès et laminites (Formation de Canos, membre de Sorbas). Débutant par une série composée essentiellement de laminites, la partie supérieure est constituée de bancs calcaires oolithiques pauvres en faune au seins desquels se développent des niveaux stromatolithiques et des pâtes coralliens correspondants au « Terminal Carbonate Complex » d'Esteban (1979).

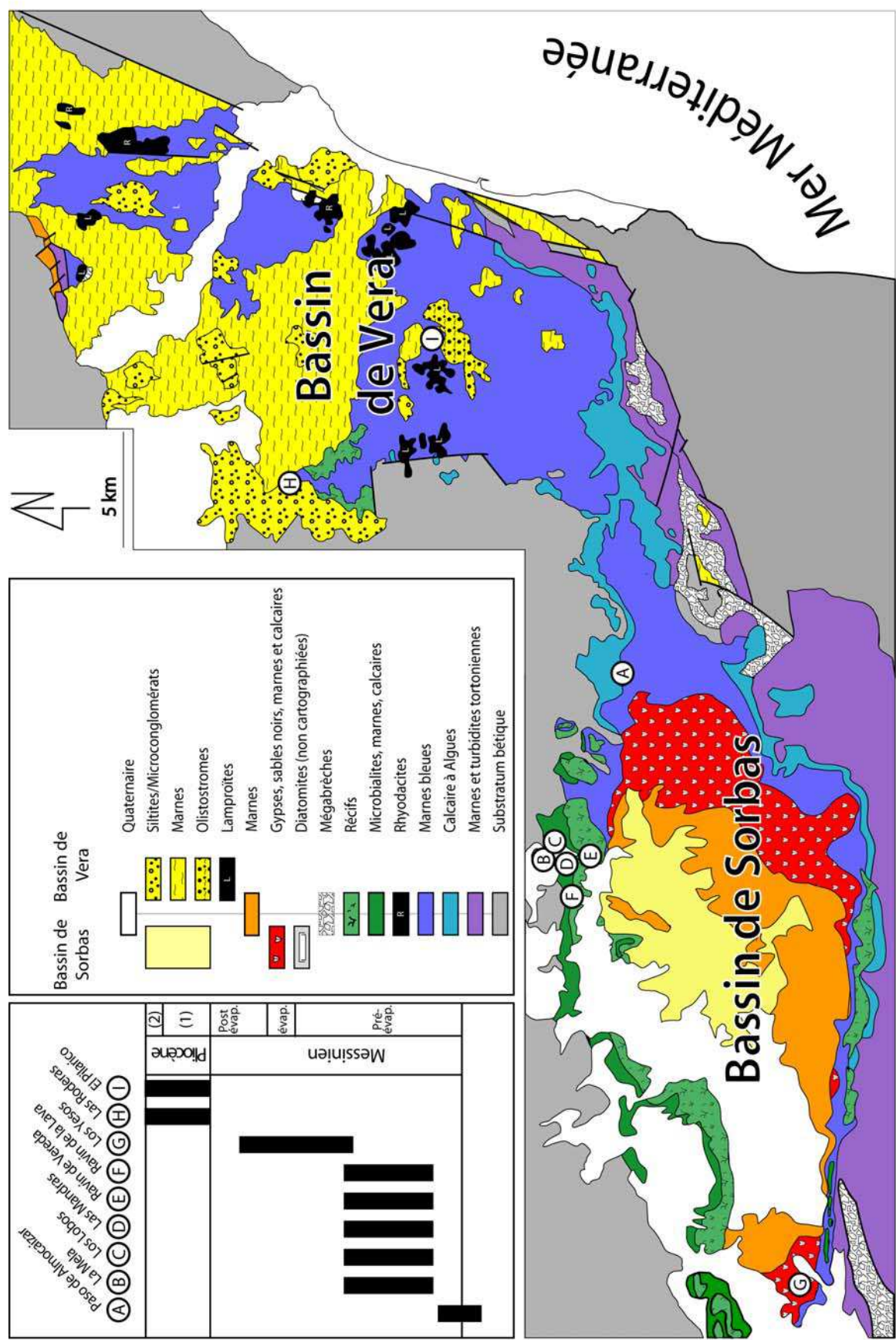


Figure 2-3 : Localisation et Stratigraphie des gisements étudiés dans les bassins de Sorbas et de Vera

- (7) Sables et limons rouges, marnes et calcarénites constituent une série fluviatile de 55 mètres de puissance où s'intercalent deux niveaux de calcaire blanc et qui s'achève par des dépôts molassiques jaunes. Aucune coupe présentant cette série n'est étudiée dans cette thèse.
- (8) Une série conglomératique fluviatile pléistocène disposée en discordance sur les molasses jaunes forme les derniers dépôts de l'histoire de ce bassin (également non étudiée ici).

2.2.3.2 *Le bassin de Vera*

Seules deux coupes pliocènes ont été analysées dans le bassin de Vera. Les dépôts messiniens antérieurs sont du même type que ceux du bassin de Sorbas (marnes et turbidites basales, calcaires à algues, marnes livides, calcaires bioclastiques et constructions récifales). Deux épisodes volcaniques viennent perturber cette série messinienne, l'un entre le calcaire à algues et les marnes livides, l'autre à la fin du Miocène.

Ott d'Estevou et Montenat (1990) ont scindé le pliocène en deux parties, le Pliocène 1 et le Pliocène 2.

Le Pliocène 1 comprend un ensemble de marnes grises très mal stratifiées d'environ 100 mètres d'épaisseur au centre du bassin et un faciès silto-carbonaté (~10-15 mètres) à lumachelles de bivalves et d'échinides. Les marnes distales, visibles uniquement sur la coupe d'El Pilarico, sont assez pauvres en faune (quelques *Amussium* et *Neopycnodonte navicularis*). A l'inverse, les faciès silto-carbonatés ne sont visibles que sur la coupe de Las Roderas située sur la bordure du bassin. Cet ensemble jaune fait office de transition et enregistre une grande régression entre les marnes distales sous-jacentes et le Pliocène 2.

Le Pliocène 2 est constitué de dépôts détritiques siliciclastiques ravinant le Pliocène 1. Cet ensemble très pauvre en faune (essentiellement quelques huîtres et *Amussium*) est visible à la coupe de Las Roderas. Les séries conglomératiques grossières de la coupe d'El Pilarico sont attribuées à la fin du Pliocène 2 ou au début du Pléistocène. En effet, ces faciès reposent en discordance sur le Pliocène 1 (comme à El Pilarico) et le Pliocène 2.

3 Résultats

3.1 Le Cénomano-Turonien nord-aquitain

3.1.1 *Cadeuil (fig. 2-4)*

Le complexe des carrières de Cadeuil enregistre le retour du milieu marin transgressif sur le substratum jurassique. D'après les sondages effectués (Moreau, 1993), près de 70 mètres de sédiments sont présents. Ces dépôts sont composés d'une alternance de niveaux détritiques siliciclastiques essentiellement sableux interrompus par de nombreuses passées argileuses. La base de ces dépôts (non étudiées) est composée de sables (parfois très grossiers à microconglomératiques) et d'argiles bariolées. Ce faciès azoïque montre des systèmes de dépôts chenalisants probablement continentaux, érosifs les uns sur les autres. Il s'apparente au faciès Wealdien, connu en Europe au Crétacé inférieur. La base de ce gisement serait datée au minimum du Néocomien (Platel 1989) par des ammonites retrouvées dans le carottage des marno-calcaires sous jacents. Cependant, aucune donnée ne permet actuellement de quantifier l'ampleur de la discontinuité entre ces deux formations. La partie de la coupe étudiée ne représente que les 20 derniers mètres de ces sables. Ce sont globalement des alternances de

sables blancs à rouges et d’argiles qui s’apparentent, au niveau du faciès et de la succession lithologique, à l’ensemble A tel qu’il est décrit dans la carrière d’Archingeay (Néraudeau *et al.*, 2002).

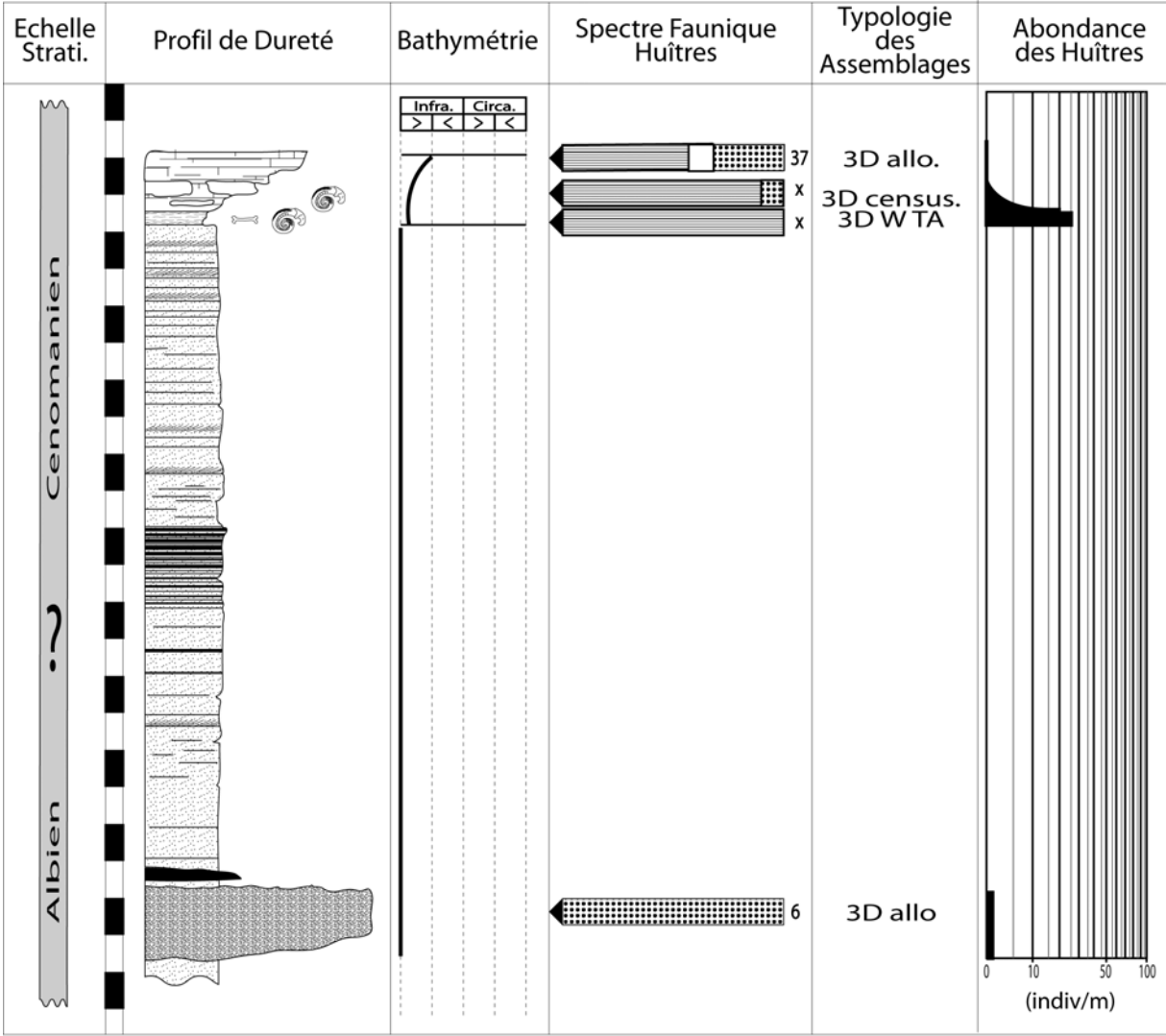


Figure 2-4 : Cadeuil
(0°55'50''W ; 45°45'30''N)

Le tronçon de coupe étudié débute par un important conglomérat, d’épaisseur métrique et discontinu. C’est en réalité tout un système de conglomérats chenalisants qui sont visibles à plusieurs endroits de la carrière. Au sein de ces chenaux s’alternent des périodes de forts courants laminaires où il est possible d’observer de nombreuses obliques, et des coulées gravitaires massives caractérisées par un faciès hétérométrique. Ces dernières emballent une riche faune marine conservée de manière exceptionnelle : gastéropodes en moule interne (*Pleurotomaria* ?), huîtres (*Ceratostreon flabellatum* de petite taille), *Neithea*, *Arca*, *Lima*, anomies, lignite et ambre... Ce niveau est le signe d’une transgression marine antécénomaniennne qui n’est cependant toujours pas datée. Juste au-dessus viennent se déposer des lentilles métriques de lignite, riches en bois de conifères et en morceaux d’ambre. Aucune autre faune n’y a été trouvée.

Il s’en suit une quinzaine de mètres de sables et de petits lits d’argile. Cet ensemble peut être interprété comme des dépôts réalisés sous influence tidale, alternant périodes de jusant et périodes de flots.

Le niveau suivant est un sédiment meuble de silt et sable fin entièrement carbonaté, d'une quarantaine de centimètres d'épaisseur. Ce sédiment est essentiellement composé d'une lumachelle à petites *Rhynchostreon suborbiculatum* (150 individus/Kg) et de nombreuses orbitolines (*Orbitolina concava*). La faune y est très riche et on y trouve notamment des rudistes (*Ichthyosarcolites triangularis*, *Praeradiolites fleuriauxi*, *Caprotina costata*), des astérides (*Caletaster romani*), des pentacrines (*Pentacrinus cenomanensis*), des échinides (*Nucleopygus similis*, *Echinogalerus rostratus*, *Goniopygus menardi*, *Phymosoma menardi*...), de nombreux restes de poissons (*Tribodus morlati*, *Carcharias amonensis*, *Scapanorhynchus minimus*, *Pseudohypolopus mcnultyi*, *Pycnodonte*...) et des reptiles aquatiques (*Symoliophis*, crocodiliens) (Vullo *et al.*, 2003). Les huîtres et les rudistes forment alors une véritable amorce de bioconstruction avec la présence de *Praeradiolites* encroûtés sur des *Rhynchostreon* et des *Rhynchostreon* encroûtées sur des *Praeradiolites*, des *Caprotina* et des huîtres.

L'unité supérieure est un calcaire grossier où la sédimentation terrigène refait son apparition. La faune est plus riche et plus diversifiée en espèces marines ; elle est marquée par la présence d'éléments de grande taille, d'ordre décimétrique, tels que les rudistes *Ichthyosarcolites triangularis* ou plus rarement les *Sphaerulites foliaceus*, des moules internes de bivalves fouisseurs et des moules internes de gastéropodes de type *Harpagodes* et *Nerinea*. Ce calcaire contient également des échinides de grande taille (pour des formes crétacées) comme les *Periaster undulatus*, dont la taille maximale avoisine les 7 centimètres. Les huîtres sont encore abondantes avec la présence de *Rhynchostreon suborbiculatum* et l'apparition de nombreuses *Ceratostreon flabellatum*.

La série s'achève par un calcaire massif métrique et compact où la faune qui s'y développe est également très abondante et diversifiée. Cette barre contient ainsi de nombreux échinides (*Hyposalenia*, *Tetragrama*, *Catopygus*, *Mecaster*, *Goniopygus*, *Periaster*...), des *Neitheia*, des brachiopodes (térébratule et rhynchonelles) de nombreux rudistes, de nombreux moules internes de gastéropodes ainsi que des huîtres (*Ceratostreon flabellatum*, *Rastellum carinatum*, *Rhynchostreon suborbiculatum*).

3.1.2 Archingeay (fig. 2-5)

L'étude détaillée de ce gisement a déjà conduit à plusieurs publications dont celles de Néraudeau *et al.* (2002) et Vullo *et al.* (2003). La carrière a pour substratum un calcaire tithonien gris blanc qui forme un dôme paléotopographique au centre de la carrière.

Les dépôts sus-jacents sont discordants et composés d'une lentille de grès moyens faiblement indurés. Ces dépôts gréseux viennent remplir préférentiellement les pourtours du dôme jurassique et ne sont donc pas continus. Au sein de ceux-ci, se trouvent emballés de gros galets calcaires (2-5 centimètres), des nodules phosphatés, des morceaux de lignites centimétriques et quelques huîtres non pyritisées indéterminées. La présence de ces dernières indique que ces dépôts sont vraisemblablement d'origine marine. Ces dépôts sont ensuite recouverts par une épaisse couche argileuse de plus de 50 centimètre d'épaisseur.

Une série de deux faciès riches en lignites viennent par-dessus ce niveau. Le premier est un niveau lenticulaire de lignite et d'ambre emballé dans une matrice argileuse. Ce niveau peut se développer plus d'un mètre. Les fragments de lignites qui le compose peuvent atteindre plusieurs décimètres. Le deuxième faciès est un banc essentiellement sableux contenant également du lignite et de l'ambre. Il s'insère de manière très tranchée dans le faciès de sable et lignite. Quelques huîtres pyritisées non identifiables (*Striostrea* sp. ?) ont été rencontrées. Elles ressemblent à celle récoltées dans le grès de base. Là encore, leur présence ainsi que les nombreux terriers de tarets indiquent que ces dépôts sont sous influence marine.

L'étude palynologique de ces lentilles a permis de dater ces niveaux comme appartenant probablement à l'Albien terminal (Néraudeau *et al.*, 2002) Cette datation est cependant principalement basée sur l'absence du genre *Microdinium*, ce qui laisse toujours une incertitude quant à son éventuelle appartenance au Cénomanién inférieur. Il paraît important de rappeler que ce niveau est actuellement l'un des sept gisements à ambre crétacé les plus riches au monde. La faune qu'il contient est majoritairement composée de diptères, mais il contient également à ce jour 14 autres ordres d'insectes (hyménoptères, orthoptères, coléoptères, psocoptères...) et 6 autres ordres d'arthropodes (araignées, acariens, scorpions, myriapodes...). L'importance du lignite qui compose ce gisement n'est cependant pas proportionnelle à la diversité des bois qui le composent : Seuls trois groupes de type conifère ont jusqu'alors été recensés : *Agathoxylon*, *Brachyoxylon* et *Podocarpoxylon* (Perrichot com. pers. ; Néraudeau *et al.*, 2002).

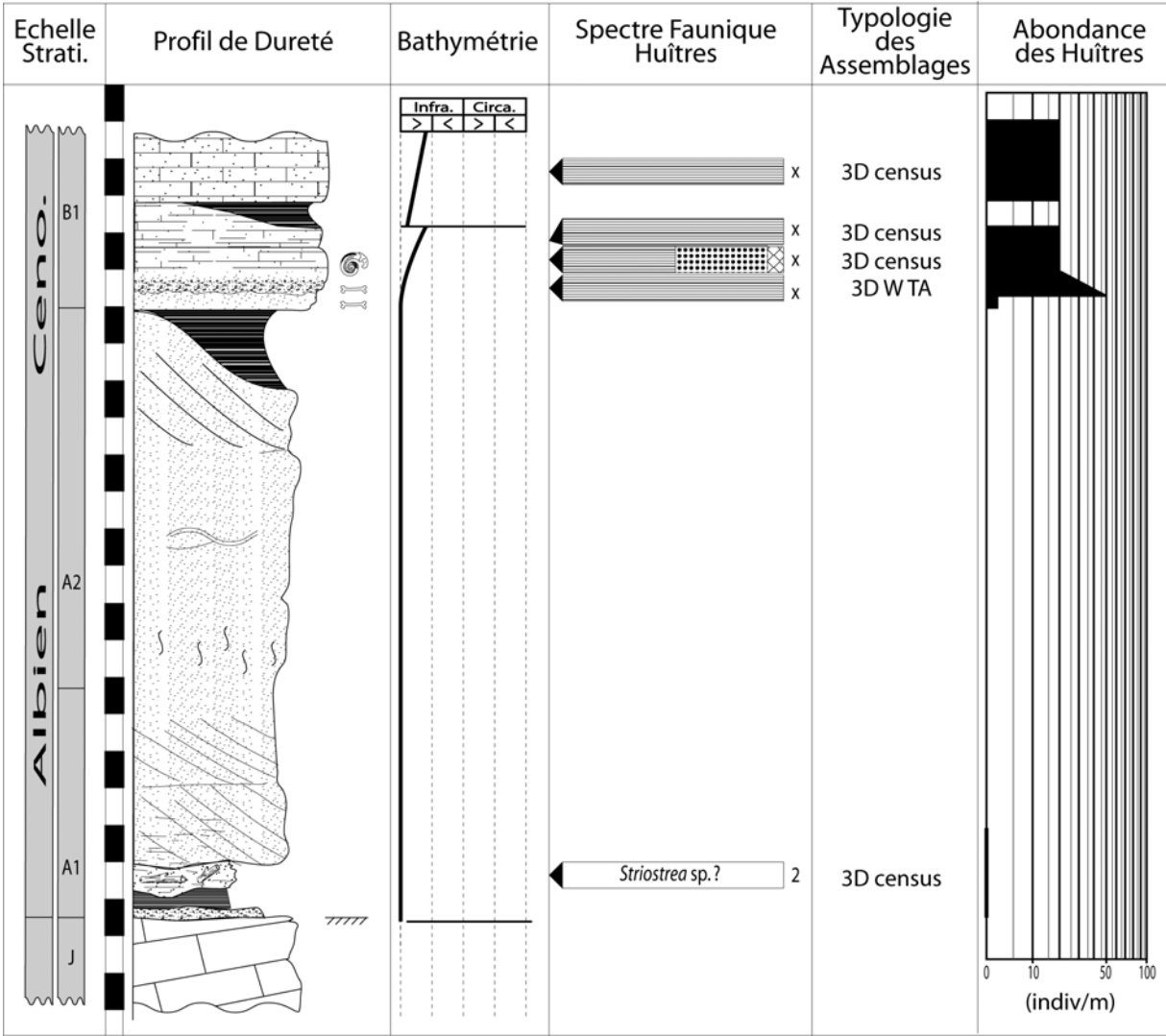


Figure 2-5 : Archingeay
(0°41'33"W ; 45°56'05"N)

Les dépôts suivants sont une série de sables fins très bien classés, correspondant à la sous-unité A2. Plusieurs subdivisions ont pu être faites en fonction du type de figure sédimentaire qui s'y trouve. Successivement, il est possible d'observer une série à litage oblique, une série plus grossière à litage sigmoïde, une série massive sans litage visible et une dernière série comprenant d'importantes alternances sables/argiles à litages arqués. Une dernière lentille d'argiles grises pouvant atteindre jusqu'à 2 mètres de puissance vient clore le

A2. Cet ensemble est totalement dépourvu de faune et de flore bien qu'il ait été possible d'observer quelques bioturbations dans la partie supérieure des sables.

La série biodétritique peut être décomposée en quatre petites unités lithologiques mesurant chacune deux ou trois décimètres d'épaisseur, à savoir, de bas en haut :

- en contact sur les argiles feuilletées, la série biodétritique débute par des sables roux et fins, essentiellement composés d'éléments quartzeux (sables fins et moyens), de débris d'orbitolines et quelques débris d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*) ; les échinodermes y sont rares mais présents et les microrestes de vertébrés y sont relativement peu abondants et diversifiés ;
- quasiment en continuité avec les sables roux précédents, la série passe à des sables fins ou moyens, beiges ou grisâtres, légèrement plus riches en débris coquilliers que le niveau sous-jacent ; les fragments d'échinodermes y sont un peu plus abondants ;
- les sables beiges passent assez brutalement au premier faciès de falun proprement dit, qui apparaît à la fois plus carbonaté, plus coquillier et plus consolidé que les sables des niveaux précédents; il s'agit de sables calcaires à tendance lumachelique, très riches en coquilles de mollusques, en restes d'échinodermes et en microrestes de vertébrés; de couleur blanche ou beige, ces sables calcaires (sous-unité B1c1 *sensu* Néraudeau *et al.*, 2002), contiennent de grands foraminifères benthiques (*Orbitolina plana concava*) et de petits ostréidés (*Rhynchostreon suborbiculatum*), de nombreux échinides infralittoraux (*Coptodiscus*, *Echinogalerus*, *Nucleopygus*), des débris d'astérides (*Caletaster*) des restes de poissons (sélaciens) et de reptiles aquatiques (serpent *Simoliophis*) (Vullo *et al.*, 2003);
- la série biodétritique se termine par un faciès blanc plus cimenté, d'aspect non coquillier, mais plutôt grenu en raison de l'abondance des petites orbitolines ; ce second falun est composé d'une riche faune marine très similaire à celle de Cadeuil avec notamment un lit riche en *Ceratostreon flabellatum*.

Le caractère peu profond, infralittoral supérieur, de l'assemblage faunique est conjugué avec un caractère chaud bien plus marqué que dans les faciès sus-jacents du Cénomanién inférieur. Ce pic chaud du Cénomanién basal (B1) a déjà été mis en évidence dans des sites crétacés d'Europe (Jenkyns *et al.*, 1994). Il est particulièrement bien marqué dans le Cénomanién basal des Charentes (sous-unité B1) par un gigantisme marqué chez de nombreux échinides irréguliers (*Archiacia gigantea*, *Periaster undulatus*, *Pygurus lampas*), par l'hypertrophie de leurs ambulacres pétaoloïdes (Néraudeau et Moreau, 1989; Néraudeau, 1995; Smith, 1984) et par le gigantisme des grands foraminifères agglutinants de l'espèce *Mesorbitolina concava* (Brasier, 1980). Tant chez les échinides que chez les foraminifères, les formes de grande taille demeureront absentes de la suite de la série cénomaniénne.

Sur le plan paléogéographique, les faluns d'Archingeay sont distants de ceux de Cadeuil d'à peine 30 kilomètres. Pourtant, la présence à Cadeuil de nombreux crinoïdes, la quasi absence sur le même site des grands échinides littoraux, la moindre abondance des huîtres et la plus grande représentation des rudistes permettent d'avancer que le site de Cadeuil était probablement plus éloigné de la côte que celui d'Archingeay. Il devait être également plus ouvert sur le domaine marin franc, bien qu'étant développé à une profondeur relativement égale à celle du milieu de dépôt d'Archingeay. Cadeuil correspondait plutôt à un point haut

favorable au développement des rudistes, avec un flanc externe peuplé par les crinoïdes, alors qu'Archingeay était plus proche des influences côtières, dans la partie proximale d'un lagon ou à l'ouverture d'une mangrove. Une telle zone relativement protégée pourrait expliquer la forte concentration de juvéniles des poissons *Cantioscyllium* et *Ptychotrygon*. Cet environnement aurait donc pu constituer une nurserie pour ces sélaciens.

3.1.3 Fouras « Bois-vert » (fig. 2-6)

La coupe de Fouras « Bois-vert », localisée près du casino a fait l'objet d'une analyse détaillée par Néraudeau *et al.* (2003). La description qui suit en reprend les principaux éléments.

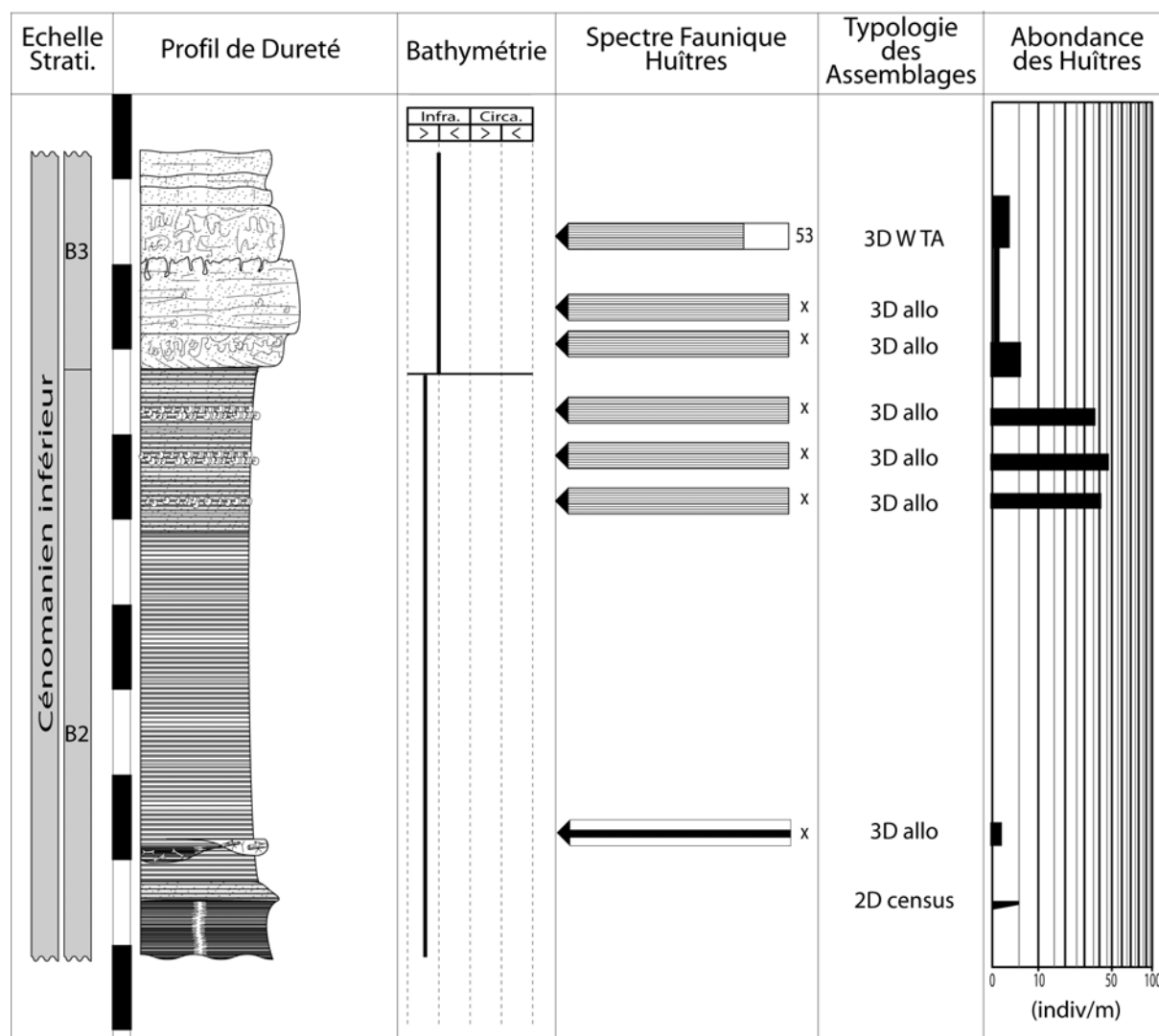


Figure 2-6 : Fouras Bois-Vert
(1°06'15"W ; 45°59'35"N)

La sous-unité B2 se présente comme une alternance de petits lits d'argiles pouvant être assez grasses, de sables fins à très fins et de glauconie. Cet ensemble contient une forte proportion d'argiles à sa base et se charge progressivement en carbonate sur les deux derniers mètres. De nombreux petits niveaux à huîtres (au moins trois principaux) s'intercalent dans les derniers mètres. Ils sont composés majoritairement de *Rhynchostreon suborbiculatum* mais quelques *Ceratostreon flabellatum* peuvent s'y trouver. Ces lits sont assez discontinus et la faune très mal préservée peut être considérée comme allochtone. Cette même sous-unité B2 présente deux lentilles remarquables en base de série.

Un premier chenal d'argiles glauconieuses présente dans son lit de nombreux restes de vertébrés (environ 130 fragments d'os ou de carapaces). Les restes de chéloniens sont les plus fréquents avec près de 80 pièces pluri centimétriques issues des argiles grises et correspondant en quasi totalité à des tortues terrestres Solemydidae (à l'exception d'une pièce attribuée à un *Chelonii* indéterminé.). Les ophidiens ne sont représentés que par six vertèbres de *Simoliophis rochebrunei*, quatre d'entre elles provenant de l'argile grise, les deux autres étant localisées dans l'assise gréseuse lenticulaire sous l'argile. Les ptérosaures ne sont connus que par deux os longs incomplets et une dent. Le seul indice de la présence de poissons est réduit à deux dents de sélaciens, appartenant aux espèces côtières opportunistes *Carcharias amonensis* et *Cretodus semiplicatus*. Enfin, les dinosaures sont représentés par une cinquantaine de fragments osseux dont seulement une quinzaine est d'ordre décimétrique ou supra décimétrique. Les débris d'os ou de carapaces présentent des cassures anguleuses aux arêtes vives et le gisement ne contient pas d'os roulé ou de galet phosphaté. Les fragments d'os attribuables à des dinosaures ne sont pas, pour la plupart, précisément identifiables. Il est seulement possible d'indiquer la présence, dans le matériel, de restes de théropodes et de sauropodes « probables ». Des macrorestes végétaux sont également présents de façon éparse, notamment un tronc lignifié d'environ 3 mètres de long, en position horizontale. La morphologie est bien conservée, il n'y a pas d'usure intensive indiquant un transport ou un long séjour en mer avant enfouissement. Des traces fossiles d'attaques par des insectes xylophages (Coléoptères) sont visibles en surface. Les structures internes, bien conservées, ont permis l'identification de cet arbre. Il s'agit d'*Agathoxylon gardoniense*, un conifère de la famille des Araucariacées, très fréquent dans les niveaux albo-cénomaniens de Charente-Maritime, et notamment dans le gisement d'ambre d'Archingeay.

Au-dessus, un deuxième système de chenaux composé d'un minimum de trois lentilles s'installe. Il est composé principalement de lignite et d'ambre insectifère. De taille généralement décimétrique, avec un maximum d'environ 40 centimètres, les fragments de lignite sont pour la plupart compactés. Leur morphologie bien conservée n'indique pas un transport important depuis la source végétale jusqu'au lieu d'accumulation et d'enfouissement. Des traces d'attaques par des insectes xylophages sont également visibles. L'analyse de ces bois en Microscopie Electronique à Balayage (MEB) a permis d'identifier quatre taxons distincts: *Agathoxylon* qui représente la moitié des éléments, mais aussi *Podocarpoxyylon* (25%) et *Brachyoxylon* (20%). Un seul échantillon n'est pas un bois de conifère: *Ginkgoxylon*, unique donnée xylologique d'une Ginkgoale dans la région au Cénomalien. Les deux lentilles contiennent de l'ambre en quantité relativement faible, environ 500 grammes récoltés à ce jour, dont l'aspect préservé des coulées indique un faible transport. En effet l'ambre prend facilement la forme de galets roulés lorsqu'il subit un transport par l'eau.

L'absence de figures sédimentaires caractéristiques d'écoulements oscillatoires ou de marées dans les argiles glauconieuses à lignite et vertébrés, leur caractère très interne sur un profil de dépôt, suggère qu'il puisse s'agir de dépôts de crues dans les parties interne et latérale d'un estuaire. Cependant, les genres d'huîtres fixées sur les bois fossiles et les autres mollusques préservés dans les grès interstratifiés dans ces argiles indiquent que ces sédiments se sont déposés sous influence marine dans un contexte plus externe. En fait, des organismes d'affinités écologiques très variées ont été transportés et déposés au même endroit mais avec des états de préservation respectifs très différents: les coquilles de mollusques de plateforme interne sont intactes, les os de reptiles terrestres et de reptiles volants sont brisés mais non roulés, les carapaces de tortues terrestres, abondantes, et de tortues marines, rares, sont fragmentées en éclats pluricentimétriques aux arêtes vives, les conifères sont souvent réduits à

de gros morceaux de branches, non roulés, mais subsistent également des troncs de 2 à 3 mètres de long avec leurs amorces de branches.

L'ensemble de l'assemblage fossile traduit donc un milieu de sédimentation paralique dans lequel des apports continentaux furent acheminés *via* un réseau hydrographique à la suite d'un événement catastrophique tel qu'une tempête et/ou une crue. Le délai entre la capture des bois et des squelettes par les cours d'eau et leur enfouissement définitif a été relativement court comme le montrent l'absence de perforation des bois par les tarets, l'absence de façonnage des fragments d'os, de coulées de résine et de bois sous forme de galets par un remaniement prolongé.

A l'échelle des formes terrestres, il apparaît que les restes de vertébrés et de végétaux ont été collectés par une rivière dans un paléoenvironnement relativement limité avant d'être transportés à l'embouchure de l'estuaire en contexte paralique.

La fin de la coupe s'achève en haut de falaise avec l'apparition de la sous-unité B3. La partie inférieure est un banc intensément bioturbé ne laissant soupçonner à sa base que quelques vestiges d'anciens litages arqués. Ce calcaire bioclastique assez grossier contient de nombreuses *Rhynchostreon suborbiculatum* concentrées préférentiellement en base des terriers à type *Thalassinoïdes*. Le banc supérieur est de lithologie similaire mais semble traduire un environnement beaucoup plus agité compte-tenu des lamines sub-planes qui s'y développent. Les *Rhynchostreon* y sont beaucoup moins présentes, mis à part quelques individus répandus en petits lits sous l'action des courants. Tout comme le niveau sous-jacent, ce banc s'achève par la mise en place de terriers concentrant les faunes en leur sein. L'un des derniers bancs visibles est un corps massif très bioturbé et très riche en faune. On y trouve, mélangés de nombreux rudistes, de petits coraux solitaires, des articles de pentacrines et quelques huîtres plus rares.

3.1.4 Fouras-Cadoret (fig. 2-7)

La coupe de Cadoret se situe sur la côte nord de la presqu'île de Fouras. La série qu'elle présente est délimitée par le sommet des argiles A2 et la base des sables glauconieux de B2. L'intégralité de B1 est donc affleurant ce qui peut paraître surprenant compte tenu de la succession lithologique particulière de cette coupe par rapport à toutes celles qui ont pu être observées par ailleurs (Piédemont, île d'Aix, Fort Vauban, Archingeay, île d'Oléron).

La sous-unité A2, présente en base de coupe, est constituée d'une série d'argiles feuilletées assez grasses. Elles sont dépourvues d'éléments détritiques (sable ou lignite) et sans concrétion ferreuse visible sur les quelque cinquante centimètres affleurants. Ces argiles, par analogie aux autres coupes (Archingeay, Piédemont, Ile d'Aix), peuvent être considérées comme des argiles laguno-continentales.

Le premier ensemble calcaire appartenant à la sous-unité B1 apparaît comme un banc très bioclastique et assez massif (1,50 mètres). Les éléments qui le composent sont assez bien triés et appartiennent à une classe granulométrique de sables moyens à grossiers. De nombreuses figures sédimentaires de type HCS sont visibles soulignant l'agitation récurrente de ce milieu très ouvert, situé au-dessus de la limite d'action des vagues permanentes. La microfaune y est abondante mais la macrofaune remaniée n'est composée que de quelques débris *décimétrique* et de quelques coquilles (dont *Rhynchostreon suborbiculatum*).

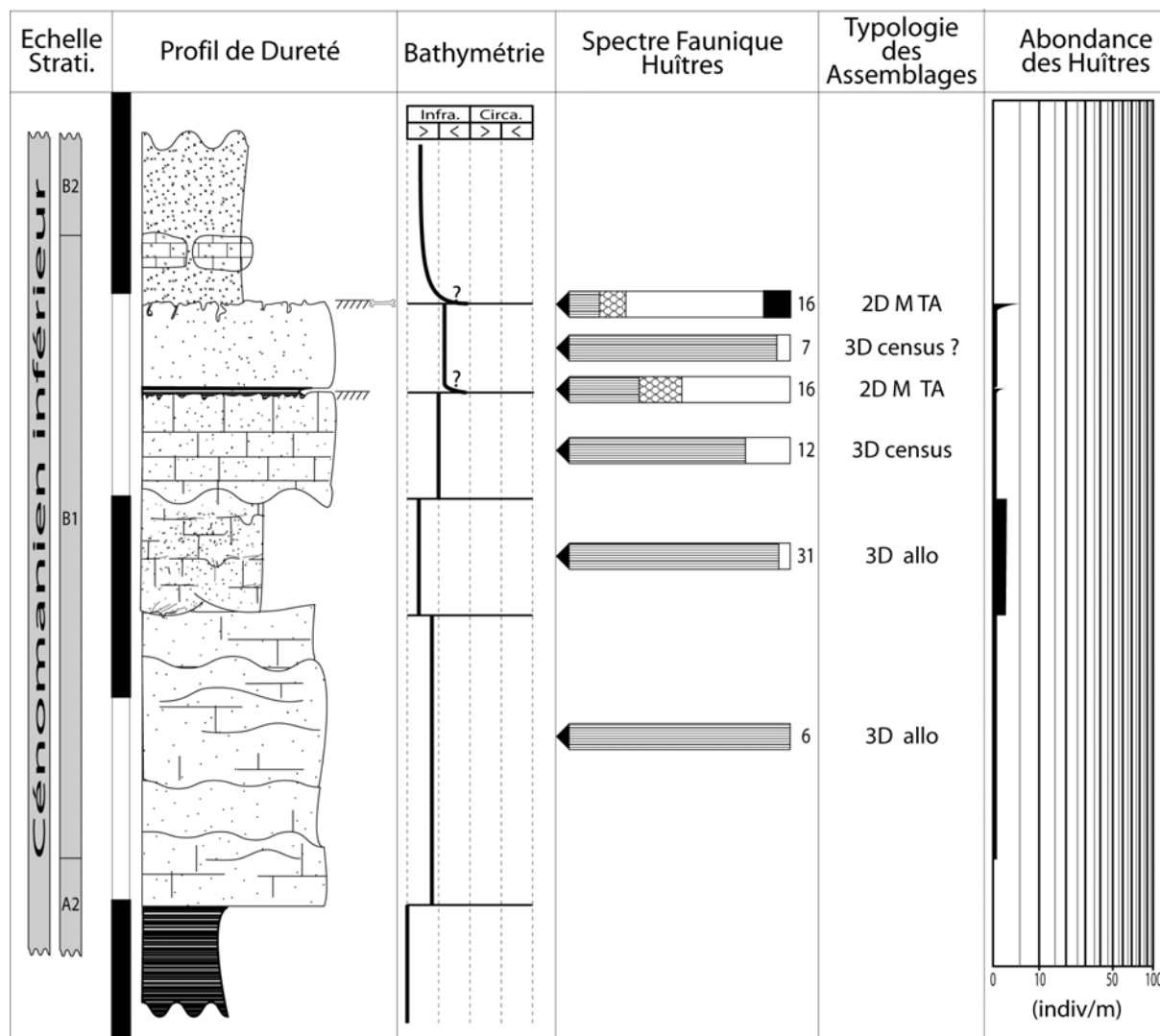


Figure 2-7 : Cadoret
(1°04'50"W ; 45°59'35"N)

Le banc supérieur est toujours composé d'éléments bioclastiques grossiers mais très friables. Compte tenu de la présence de nombreuses gouttières d'érosions et des lamines entrecroisées, ce milieu de dépôt peut être considéré comme très agité. Les éléments les plus grossiers identifiables qui s'y trouvent sont essentiellement des orbitolines, quelques huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*), des fragments d'astérides (*Caletaster*), de crinoïdes et d'échinides (*Echinogalerus*).

Le niveau sus-jacent est un calcaire compact orangé encore très bioclastique. La faune est très peu présente au sein même du banc. Les éléments bioclastiques sont généralement plus fins que précédemment et il devient très difficile d'identifier une quelconque faune. L'absence de figure sédimentaire caractérise un milieu plus calme que les précédents. Ce niveau est donc potentiellement un maximum d'approfondissement à l'échelle du 3^{ème} ordre. Sur sa limite supérieure se développe un important fond durci, colonisé par de nombreux organismes : petits coraux solitaires, rudistes (*décimétriques*), huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*), lithophages (terriers verticaux)...

Séparé du banc inférieur par un petit banc marneux jaune, le banc suivant est un nouveau calcaire massif très induré aux bioclastes moins abondants (structure wackestone). Sa surface présentant une nouvelle terminaison en hardground est très riche en faune. Le calcaire devient rognoneux et très perforé. On y trouve des galets phosphatés, quelques

fragments d'os de crocodiliens et de fragments de carapaces de chéloniens, des rudistes (*décimétriques*), des *Neitheas*, des *Trichites*, des fragments de *Calianacea* piégés dans les infractuosités de *Thalassinoïdes*, de petits coraux solitaires et des huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*) et de nombreux échinides (*centimétriques*). Cette surface témoigne d'une exposition prolongée sans sédimentation ce qui pose un doute sur la contemporanéité de toutes ces faunes. L'intensité des bioturbations et l'abondance de cette faune hétérogène témoignent de l'importante condensation affectant cette surface.

Comme à Piédemont, le dernier banc de type B1 (calcaire bioclastique à orbitolines) se met en place alors qu'une sédimentation argileuse de type B2 s'amorce. Ce banc est discontinu et assez réduit (~20 centimètres de puissance). C'est un calcaire massif sans macrofaune apparente.

3.1.5 Fouras « Fort Vauban » (fig. 2-8)

La coupe du Fort Vauban présente la succession des sous-unités B1 à B3. Par marée basse, il est même possible d'observer le sommet de la sous-unité argileuse A2 de manière très superficielle.

Le B1 est composé sommairement de 2 grandes barres calcaro-gréseuses.

- (1) La partie la plus inférieure de la première barre présente de grands litages arqués, particulièrement bien développés en direction de Port sud (jusqu'à 2m). Leur présence peut être interprétée comme le reste de grandes barres d'embouchure similaires à celles qui peuvent être rencontrées à la même époque à Piédemont. Latéralement (vers Fort Vauban), ces obliques disparaissent pour laisser place à une stratification plus diffuse de petits bancs décimétriques. La faune est présente sous forme de nombreux bioclastes (bivalves indét., échinodermes...), de nombreuses orbitolines, et de quelques rares huîtres de type *Rhynchostreon suborbiculatum*. La fin du banc présente un retour de petites obliques faiblement marquées et la mise en place d'un hardground important. Cette surface est intensément bioturbée (terriers verticaux et horizontaux, lithophages...) et est le départ d'implantations de nombreuses huîtres du type *Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*. C'est donc un milieu ouvert influencé par des apports deltaïques.
- (2) La deuxième barre, puissante d'un mètre seulement environ, débute sur ce hardground. C'est un ensemble assez bioturbé sans stratification apparente et riche en faune. Il s'y développe de petits coraux solitaires et coloniaux, des brachiopodes, des rudistes (*décimétrique triangularis*), des *Neitheas*, quelques *Cardium* et *Nerinea*, des échinides (*centimétriques*), et une importante faune de foraminifères (*Praealveolina*, *Orbitolina*, *Textulariidae*, *Miliolidae*...) (Moreau 1993). Toutes ces faunes témoignent d'un environnement de type infralittoral supérieur ouvert, mais cependant moins exposé que le niveau précédent. Les huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*) sont essentiellement localisées en base de banc ou alors tout au sommet, là où se développe un deuxième hardground important.

Cette surface est colonisée par des concrétions algaires de type rhodolithes sur lesquelles s'installe une petite lentille argilo-gréseuse. Cette lentille est très variable en puissance puisqu'elle est comprise entre 0 et 50 centimètres. Sa base est fortement oxydée et parfois déjà indurée. Dans ce niveau ont été retrouvés une importante faune à vertébrés (sélaciens, pycnodontiformes, téléostéens, chéloniens, crocodiliens, théropodes, ptérosaures), quelques fragments de bois limonitisé (Vullo, 2002).

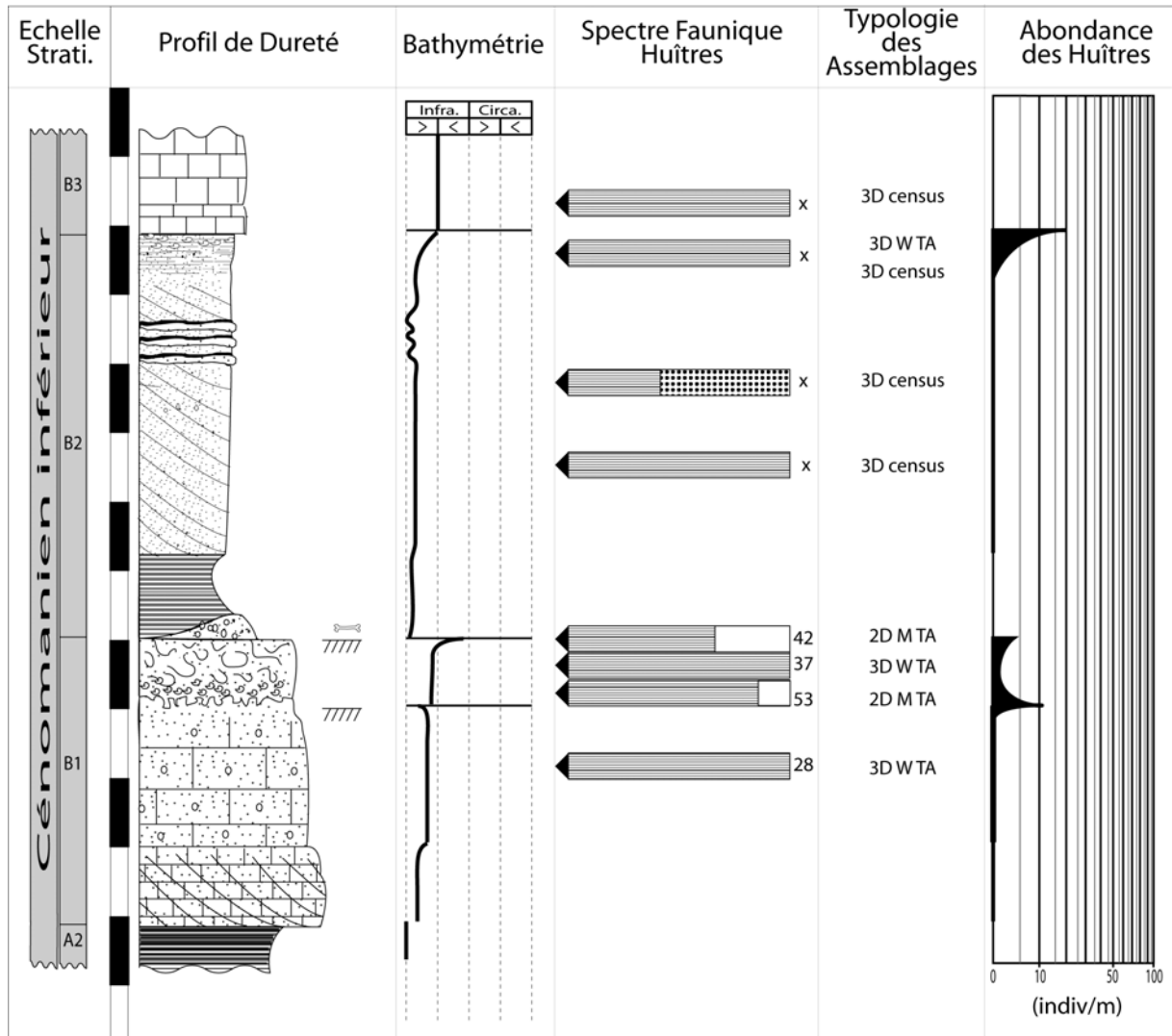


Figure 2-8 : Fouras Fort Vauban
(1°06'00"W ; 45°59'45"N)

Le niveau suivant (50 centimètres à 1 mètre) est une alternance d'argiles en plaquettes et de petits lits sablo-glaucieux. C'est un niveau riche en bois limonitisé (*Agathoxylon*) mais sans faune marine où la succession et l'organisation de ces lithologies sont caractéristiques de sédiments déposés sous influence tidale bien que la cyclicité y soit assez mal préservée. Ces replats de marées (« tidal-flat ») soulignent le caractère très proximal de ces dépôts néanmoins marins.

Vient ensuite un important ensemble de sables fins, faiblement glauconieux, où se distinguent de grands litages plans à légèrement obliques, surlignés par de fins dépôts argileux. A proximité du Fort, cet ensemble est massif et ininterrompu sur plus de quatre mètres alors qu'il se tronque et laisse apparaître un système plus complexe en se déplaçant vers le port. Il apparaît des séquences fines alternant avec des niveaux sableux à microconglomératiques et ravinant sur les dépôts sous-jacents (quelques centimètres), des niveaux carbonatés silto-argileux résultant de processus de décantations (quelques millimètres) et un retour à des dépôts de sables fins (quelques centimètres à un décimètre). Ce type de séquence peut se réitérer plusieurs fois. Elles sont de nouveau caractéristiques de l'influence tidale contrôlant ces dépôts. Deux espèces d'huîtres sont présentes (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Ceratostreon flabellatum*) de manières assez récurrentes. Toute cette série

se situe donc au cœur d'un système deltaïque complexe mais dont le manque d'affleurement empêche toute reconstitution précise

Le dernier mètre de sédiments sableux est marqué par une légère oxydation (donnant une couleur plus rousse) et une carbonatation progressive annonçant la base de la sous-unité B3. La faune de *Rhynchostreon suborbiculatum* est de plus en plus dense et présente, malgré l'action de la diagenèse qui recristallise toutes les coquilles, une bonne préservation des individus juvéniles. Il est également possible de noter dans ce niveau l'abondance des faunes à vertébrés.

La barre carbonatée suivante appartient à la sous-unité B3. C'est un calcaire bioclastique à matrice boueuse. La faune qui la compose est caractéristique de ce qui peut être observé dans d'autres affleurements (*décimétrique triangularis*, *Sphaerulites foliaceus*, *Neitheia* et *Rhynchostreon suborbiculatum*). Cette barre témoigne de la remise en eaux du milieu et les rudistes qui la colonisent marquent les premiers essais de développement d'une véritable plateforme carbonatée.

3.1.6 Ile d'Aix (fig. 2-9)

La coupe de l'île d'Aix est une coupe synthétique réalisée entre la pointe St-Eulard et l'anse du Bois Joly. Elle correspond à un ensemble de sous-unités allant du A2 à la base du B3.

Le A2 est représenté ici par une épaisse formation d'argiles laguno-continentales noires feuilletées visibles uniquement à marées basses. Plus de 3 /4 mètres sont observables sans que la base soit atteinte. Ce niveau ne présente que de rares petits morceaux de lignite, là où Moreau (1993) décrivait «...des troncs [...] rejetés sur la côte par les tempêtes». Par contre, il est remarquable pour l'abondance des nodules de pyrites qui s'y développent.

La sous-unité B1 débute à la pointe St-Eulard par un corps argilo-gréseux gris bleuté à petites bioturbations (a-b). L'étude de la variation latérale de ce banc montre qu'il s'agit du pied d'une barre gréseuse progradante. Ce banc est riche en vertébrés (avec notamment de nombreux restes de chéloniens, de sélaciens et de serpents aquatiques *Simioliophys*), et en huîtres (de nombreuses *Ceratostreon flabellatum*, des *Pycnodonte vesicularis* et aussi de grandes huître xénomorphes indéterminées (*Ostrea* ?)). Le banc suivant (d) est un calcaire gréseux grossier jaune, riche en petits grains de quartz. Aucune figure sédimentaire n'y est préservée étant donnée l'intensité des bioturbations de type *Thalassinoïde*. Sa surface est très marquée. Au-dessus (e), recommence une sédimentation détritique bioclastique mal classée (fragments de bivalves, d'échinides et de foraminifères). Cet ensemble est très agité au début (présence de lamines sub-planes) et plus calme sur la fin. La sédimentation s'interrompt même à plusieurs reprises pour laisser place à quelques surfaces indurées montrant des perforations de lithophages. Cette sous-unité B1 s'achève par la mise en place d'un dernier banc bioclastique grossier un peu mieux classé que les précédents. Il présente d'importantes mégarides surlignées par de petits lits argileux. Celles-ci se forment sous l'influence des marées, tout comme de nombreuses autres barres bioclastiques de la sous-unité B1. Tout cet ensemble se développe donc dans un environnement infralittoral supérieur souvent très agité, témoignant de l'exposition du milieu.

La sous-unité argilo-glaucconieuse B2 est visible à l'anse du Bois Joly, mais elle est généralement recouverte de sable. Ce faciès affleure donc de manière discontinue et sa puissance de six mètres est estimée d'après sondage. Quatre bancs de lithologies différentes viennent interrompre cette série argileuse monotone, mais il n'a pas été possible là encore d'estimer l'épaisseur d'argiles qui les sépare. Il s'agit successivement de bas en haut :

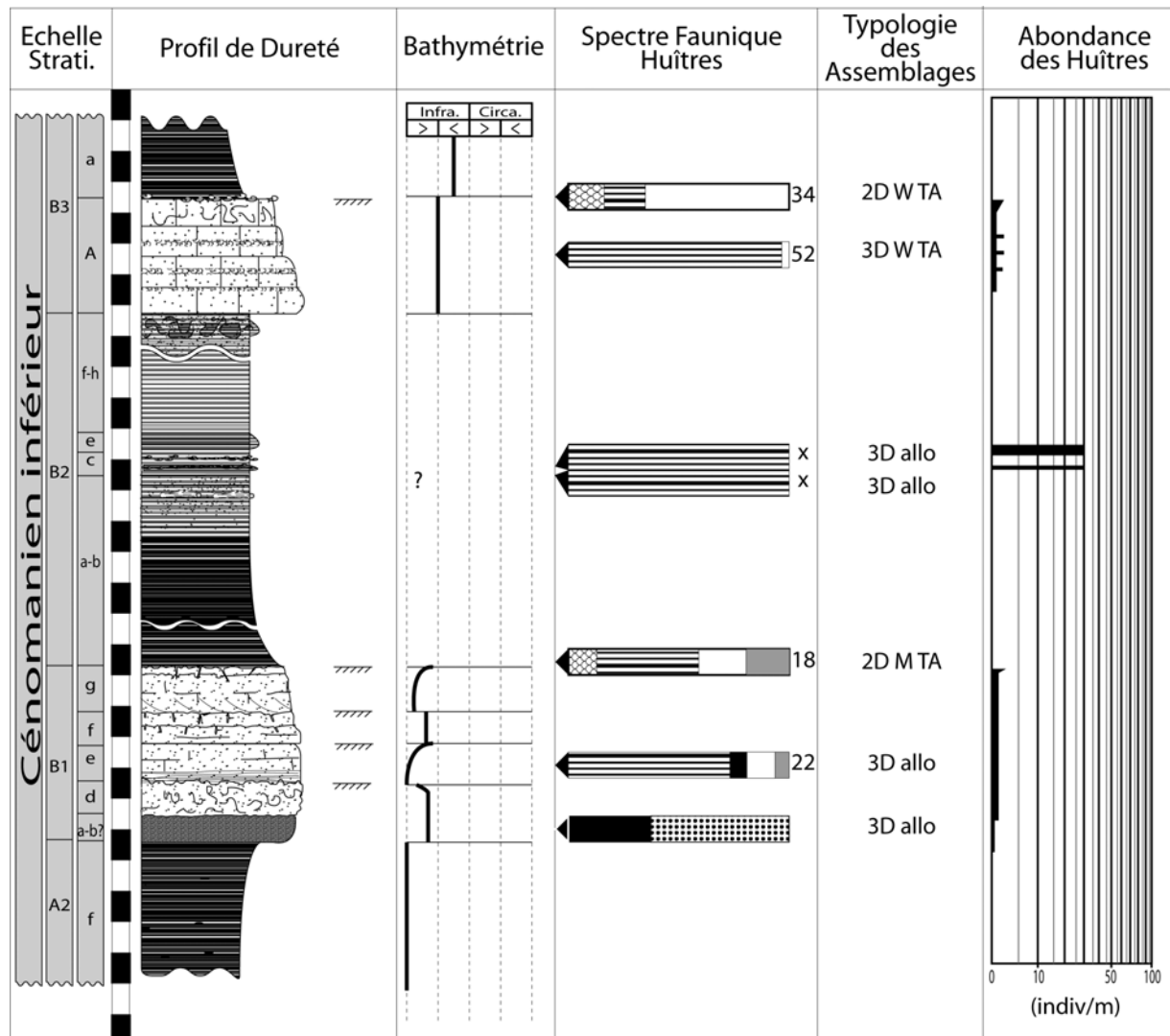


Figure 2-9 : Ile d'Aix
(1°10'00"W ; 46°01'00"N)

- d'un épisode d'argiles grasses interrompu par de petits feuillets glauconieux ; celui-ci est intensément bioturbé par des terriers horizontaux (fossiles) et des terriers verticaux (pholades actuelles) ; au sein de ces argiles se trouvent d'importants troncs fossiles métriques d'araucariacées ;
- d'un petit banc induré lumachellique à *Rhynchostreon suborbiculatum* ; ce banc glauconieux contient également de nombreux morceaux d'ambre, du lignite et quelques cuticules ;
- d'une deuxième lumachelle à *Rhynchostreon suborbiculatum* ; elle se développe juste au-dessus dans un faciès gris clair enrichi en carbonates et glauconie ; l'ambre a quasiment disparu mais il y reste beaucoup de lignite ;
- d'un niveau à argiles grises/bleues à grosses bioturbations mais sans organismes fossile.

Si cette sous-unité B2 ne se développe donc plus ici dans un environnement deltaïque, elle reste cependant sous une forte influence d'apports continentaux.

La sous-unité B3 sus-jacente est composée d'une barre carbonatée de quatre mètres constituée de quatre bancs majeurs métriques. Chacun d'eux montre une stratification

discontinue de petits lits décimétriques. Les trois premiers bancs sont des calcaires bioclastiques ayant un débit en plaquettes. Ils peuvent contenir plusieurs petites lumachelles discontinues à *Rhynchostreon suborbiculatum*. Le banc supérieur diffère par sa richesse en faune et l'importante bioturbation qui l'affecte. On y trouve notamment des *décimétrique triangularis*, des *Sphaerulites foliaceus*, des *Nerinea*, des *Pecten* et toute une riche faune de foraminifères (*Praealveolina simplex*, *Orbitolina* sp., *Miliolidae*, *Trochamminidae* et *Textulariidae*) (Moreau, 1993). Les huîtres sont aussi très diversifiées, en particulier sur le hardground sommital avec *Rhynchostreon suborbiculatum*, *Rastellum carinatum* et quelques *Rastellum diluvianum*.

3.1.7 Falaise de Piédemont (fig. 2-10)

La falaise de Piédemont est un affleurement de près de 2 Km de long qui s'étend depuis la « piscine » de la commune de Port-des-Barques jusqu'à la jetée des Anses plus à l'est sur la commune de Piédemont. On peut y observer une succession continue allant du sommet des argiles A2 jusqu'au début des alternances de barres carbonatées et de niveaux argileux de B3. Elle peut être considérée comme une coupe de référence pour l'étude de B1 (et anciennement de B2 avant que la partie supérieure ne soit bétonnée) : toutes les subdivisions lithologiques existant dans la région sont visibles sur cette coupe. Il est de plus possible d'observer les changements lithologiques entre les différentes couches et ainsi de mieux appréhender la continuité ou la discontinuité de certains faciès et environnements.

Le sommet de A2 n'est visible qu'à marée basse et ce de manière très réduite. Moreau (1993) rapporte cependant que ce sont des argiles feuilletées contenant « ...des paillettes de muscovite, des petits débris ligniteux, des concrétions pyriteuses et des nodules fortement indurés par la rouille ». Ce faciès est, d'après sa description, très proche des argiles basales de la Pointe St-Eulard (Ile d'Aix). L'analyse micropaléontologique qu'il a pu effectuer présente de nombreux pollens, spores et microplanctons traduisant un milieu laguno-continental.

La barre de calcaires gréseux sus-jacente marquant le début de B1 est en réalité composée d'un double banc. Elle apparaît très altérée et surtout très bioturbée par des *Thalassinoïdes*. La faune y est peu abondante, mais il est possible d'y rencontrer quelques *Rhynchostreon suborbiculatum*, des *Trigonia*, des *Nerinea*, des *décimétrique*... et de très nombreux bioclastes. Ce double banc s'est développé dans un milieu infralittoral inférieur (voir médian) mais dans un contexte très exposé. De plus, puisque entourée de part et d'autre par des argiles laguno-continentales, le milieu de dépôt est donc vraisemblablement très proximal. Cela témoigne donc de barrière sur le profil de dépôt.

Un premier niveau d'argile noire, très variable dans sa puissance (entre une cinquantaine de centimètres et 2 mètres), apparaît parfois en dépression entre deux blocs éboulés. Ces argiles feuilletées semblent analogues aux argiles laguno-continentales A2 bien qu'elles semblent dépourvues de lignite ou de nodules pyriteux.

Le banc sus-jacent est un calcaire bioclastique riche en éléments sablo-quartzeux. C'est un niveau composé de plusieurs corps métriques (jusqu'à quatre vers le milieu de la falaise), érosifs les uns sur les autres. Ils sont tous très semblables et arborent de nombreuses figures sédimentaires de haute énergie : HCS, sillons d'érosion, litages arqués... Ces niveaux sont riches en bioclastes. Les organismes les plus complets sont concentrés préférentiellement dans la partie supérieure de cette barre terminée par un hardground très bioturbé. Il s'y trouve notamment des huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*, *Ceratostreon flabellatum*, *Rastellum carinatum*), des échinides (*centimétriques*, *Archiacia*...) et d'autres organismes tels que *Nerinea*, *décimétrique*, *Cyclothyris*, *Calianacea*...

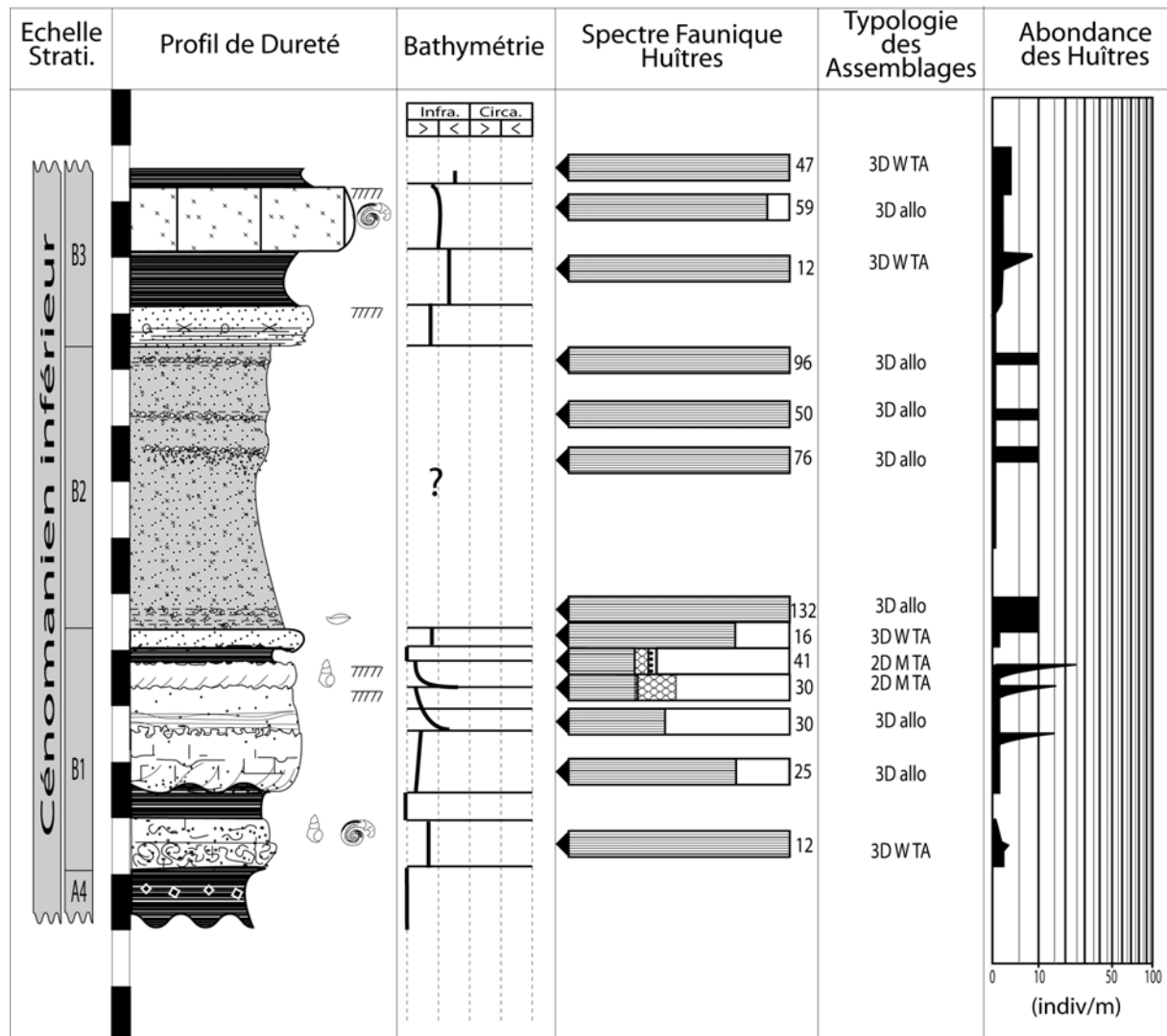


Figure 2-10 : Piédemont
(1°05'30"W ; 45°56'35"N)

Le niveau supérieur est toujours un calcaire bioclastique assez grossier mais nettement plus marneux que le précédent et d'une couleur plus rousse. C'est aussi un niveau de haute énergie à en juger par la présence de lamines sub-planes et de nombreux sillons d'érosion. Sa puissance peut varier d'une dizaine à une soixantaine de centimètres. La faune qui compose ce banc est assez similaire à celle de la barre sous-jacente. Seul les échinides qui s'y développent (*Mecaster cenomanensis*, *Anorthopygus orbicularis*, *Holaster* sp.) semblent inféodés à des milieux légèrement plus profonds (infralittoral inférieur), ce qui marquerait donc un maximum d'approfondissement à l'échelle du 3^{ème} ordre.

Au-dessus apparaît un faciès d'environnement plus calme où sédimentait un calcaire bioclastique finement graveleux. Aucune figure sédimentaire n'y est observable. Il se termine par un nouvel arrêt de sédimentation colonisé par une faune riche et abondante, notamment en ostréidés (*Rhynchostreon suborbiculatum*, *Rastellum carinatum*), petits coraux solitaires, rudistes (*décimétrique*), gastéropodes (*Nerinea*), bryozoaires, *Pholadomia*...

Cet arrêt de sédimentation se termine brutalement par la progression d'une barre d'embouchure gréseuse à litages arqués. L'organisation très rythmée de ces litages vient confirmer la récurrence des influences tidales dans tous les affleurements de B1. L'arrêt de sédimentation reprend après le sommet de cette barre formant ainsi un nouveau hardground.

Celui-ci ne diffère presque pas du précédent à en juger par la composition et l'organisation de la faune qui le colonise.

Un nouvel épisode argileux vient interrompre la sédimentation carbonatée. Ce banc est plus riche en micro-plancton et plus appauvri en débris ligniteux que les premières argiles feuilletées. Il représente vraisemblablement un milieu de dépôt légèrement plus distal.

La dernière barre de B1 est un petit banc calcaire massif terminé par un nouveau fond durci. Il est remarquable pour la qualité de préservation des terriers horizontaux et verticaux qui sont observables à sa base. Ce niveau se termine par un hardground important, développant une faune riche et diversifiée qui témoigne d'une forte condensation.

B2 est une série sablo-glaucconieuse à alternances de petits lits argileux montrant par son organisation cyclique, l'influence de marées (« tidal-flat »). Cette série mesure près de cinq mètres d'épaisseur et est ponctuée par quatre passées plus carbonatées (B2a, B2e, B2g) ou plus sableuses (B2c). Quatre lumachelles principales à *Rhynchostreon suborbiculatum* viennent également s'implanter dans B2, mais indépendantes des changements lithologiques évoqués. Il est à noter que la présence de brachiopodes dans la première lumachelle indique que cette sous-unité peut être considérée comme un environnement marin franc beaucoup plus ouvert que les épisodes argileux précédents. La série B2 s'achève par une barre gréseuse glauconieuse, faiblement litée à sa base, plus massive à son sommet.

Sur la fin de cette coupe se met en place une série de barres carbonatées à orbitolines et rudistes caractéristique de la sous-unité B3. Les conditions d'affleurements sont très mauvaises car elles ne sont visibles que par marée basse et sont systématiquement recouvertes d'algues et de vase. Ces barres témoignent néanmoins de la mise en place d'environnements de plateforme carbonatée infralittorale médian relativement agitée aux vu des nombreux oolithes qui s'y trouvent.

3.1.8 Ile d'Oléron (fig. 2-11)

Le Cénomanien d'Oléron se situe principalement sur la côte ouest de l'île. Certaines carrières signalées au centre de l'île semblent avoir aujourd'hui disparu (Chéreau *et al.*, 1997). Cette coupe littorale présente cependant l'avantage d'être quasiment continue jusqu'au Turonien. La partie étudiée s'étale du Cénomanien inférieur (avec l'apparition sur la plage de la barre gréséo-carbonatée B1) au Cénomanien moyen avec l'implantation successive de plusieurs épisodes à rudistes étudiés par Chéreau *et al.* (1997). Compte tenu de la paléogéographie de l'époque, avec l'ouverture du golfe de Gascogne au sud, cette série est théoriquement la plus distale de toutes celles présentées dans cette étude pour le Cénomanien.

La sous-unité B1 affleurant sur la plage de Chaucre est fortement réduite. Les argiles A2 observées en base de banc diffèrent des argiles feuilletées A2 « classiques ». Celles-ci sont ocre, assez marneuses et contiennent du sable, des petits graviers et des concrétions carbonatées. La sous-unité B1 proprement dite est constituée à sa base de deux bancs mesurant entre 80 centimètres et 1 mètre de puissance. Ces barres très bioclastiques ont une stratification interne très diffuse de petits bancs décimétriques. La faune qui s'y trouve est composée de petits coraux solitaires, de bryozoaires, de grandes alvéolines, de débris *décimétrique* et de *Callianassa*. Si les dépôts carbonatés de la sous-unité B1 marquent généralement un environnement très proximal infralittoral supérieur, la forte maturation du sédiment présent dans cette barre témoigne de leurs remaniements. L'environnement correspondant à ce banc est donc probablement plus distal et légèrement plus profond (infralittoral médian). Un hardground faiblement marqué clôturait cette double barre mais aucune faune ne la colonise réellement.

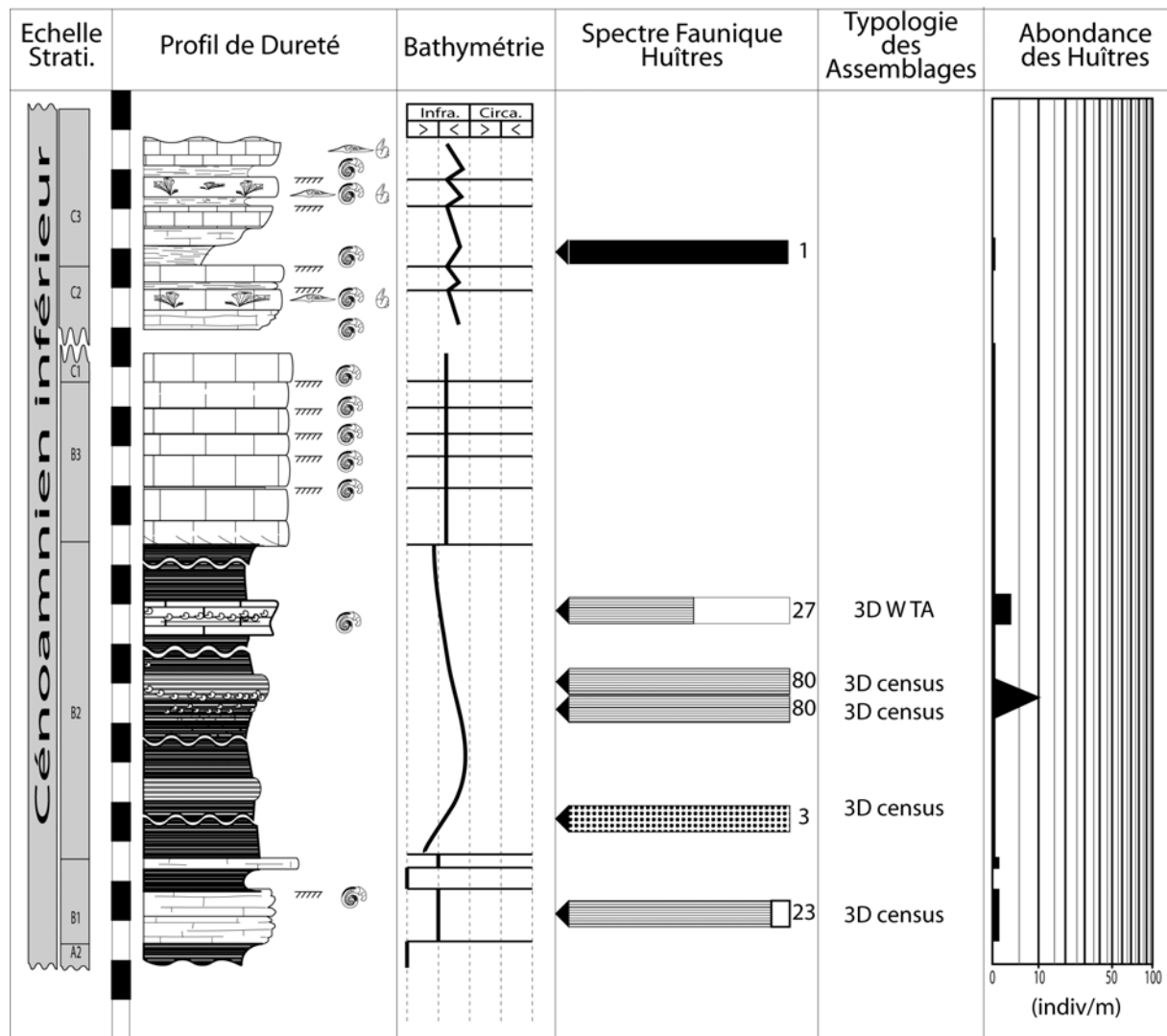


Figure 2-11 : Oléron
(1°23'45"W ; 45°59'03"N)

Un épisode d'argiles noires feuilletées, d'un mètre d'épaisseur, vient recouvrir ce niveau. Ce faciès argileux est semblable à celui qui peut être observé à la coupe de Piédemont avec en plus quelques rares fragments de lignite. De nouveau, de manière analogue à Piédemont, la série B1 s'achève par un nouveau petit banc (30-40 centimètres) grésocarbonaté semblable au précédent mais toujours appauvri en faune.

La série B2 est ici très dilatée et composée presque uniquement d'argiles feuilletées propres et assez grasses. De nombreuses concrétions ferreuses se sont développées au sein de cette formation, au moins dans la partie supérieure visible. En effet, ces argiles se situent sous la plage et seuls quelques événements carbonatés plus indurés apparaissent en relief et servent de support au développement de récifs à hermines actuelles :

- un premier banc induré s'implante quelques mètres au-dessus du B1 ; aucune faune n'y est cependant visible ; comme à Piédemont, l'implantation des lumachelles à ostréidés n'est pas synchrone de la charge du sédiment en carbonate ; il est à noter que quelques mètres en dessous ont été récoltés trois *Ceratostreon flabellatum* ;
- un deuxième banc plus important que le premier apparaît ; deux lumachelles à *Rhynchostreon suborbiculatum* peuvent être observées, l'une juste en

dessous dans un faciès assez sableux, l'autre réellement au cœur du banc ; C'est également un niveau repère riche en oursins de type *Archiacia sandalina*, *Heteraster* sp. et *Gauthieria* sp. ;

- une troisième barre composée d'un double banc, franchement carbonatée, montre une faune riche en huître (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*), rudistes (*Ichthyosarcolithes*), brachiopodes, spongiaires, *Calianacea*, *Nerinea*.
- Un dernier niveau de calcaires argileux apparaît quelques mètres avant la fin de la sous-unité B2. il contient d'importantes bioturbations horizontales et des oursins spatangues (*Mecaster*) significatif d'un important approfondissement.

Toutes ces faunes témoignent ainsi du caractère marin de cette sous-unité B2. Néanmoins, compte-tenu de l'absence totale d'hydrodynamisme dans un environnement présagé comme infralittoral médian, il devait exister à l'époque une importante barrière pour protéger ces dépôts de la houle marine.

Une série de barres carbonatées massives vient ensuite marquer le début de la sous-unité B3. Elle ressemble fortement à celle de l'Ile Madame puisqu'elle est également constituée de cinq barres toutes colonisées par les rudistes *Ichthyosarcolithes triangularis* et *Sphaerulites foliaceus*. Cet ensemble n'est cependant réduit qu'à environ 5 mètres d'épaisseur et est dépourvu de toute intercalation argileuse. Ces barres traduisent une sédimentation de plateforme carbonatée exposée, relativement distale (comme le marque la disparition des argiles) mais probablement peu profonde (infralittoral médian).

La base du Cénomaniens moyen est marquée par l'apparition de *Praealveolina* gr. *cretacea*. Ce foraminifère est aisément repérable à l'œil nu sous formes de petites taches blanches et ovoïdes contrastant avec le calcaire gris/bleu qui le contient. Quatre barres carbonatées, globalement identiques au faciès de B3, correspondent ici à la sous-unité C1 (appelée unité A1 par Chéreau et al., (1997)). La sous-unité suivante C2 (=A2 de Chéreau) est masquée par la plage. Les environnements de dépôts de ces deux sous-unités sont probablement très semblables à ceux de la sous-unité B3. les fluctuations environnementales sont ainsi fortement tamponnées par le caractère distal de cette coupe.

La suite de la coupe est caractérisée par une forte diversité de rudistes. Chéreau *et al.* (1997) ont pu mettre en évidence une récurrence dans ces assemblages de rudistes. Ces associations à rudistes peuvent être classées suivant les différents stades de développement :

- (3) une phase d'implantation par des organismes colonisateurs très tolérants tel que *Ichthyosarcolithes triangularis* ;
- (4) une phase de développement avec la possibilité de créer quatre grands types d'associations en fonction du type d'environnement (à *Ichthyosarcolithes*; à rudistes diversifiés ; à biostrome de caprinidés ; à radiolitidés coloniaux)
- (5) une phase de démantèlement, par ensevelissement ou destruction, lors des changements brusques d'environnements à la fin de chaque unité génétique.

Plusieurs séquences à rudistes, alternant période de construction en phase de progradation et démantèlement en phase de rétrogradation, ont ainsi été identifiées. Cependant, aucune huître n'a pu être rencontrée dans ces faciès de plateforme à rudistes (mis

à part une seule coquille de *Pycnodonte vesicularis* dans la phase de démantèlement de la troisième séquence).

3.1.9 Ile Madame (fig. 2-12)

L'Ile Madame est l'une des coupes les plus complètes et les plus riches du Cénomaniens charentais. Elle s'étend du milieu du Cénomaniens inférieur (sous-unité B3) jusqu'au milieu du Cénomaniens supérieur (unité F).

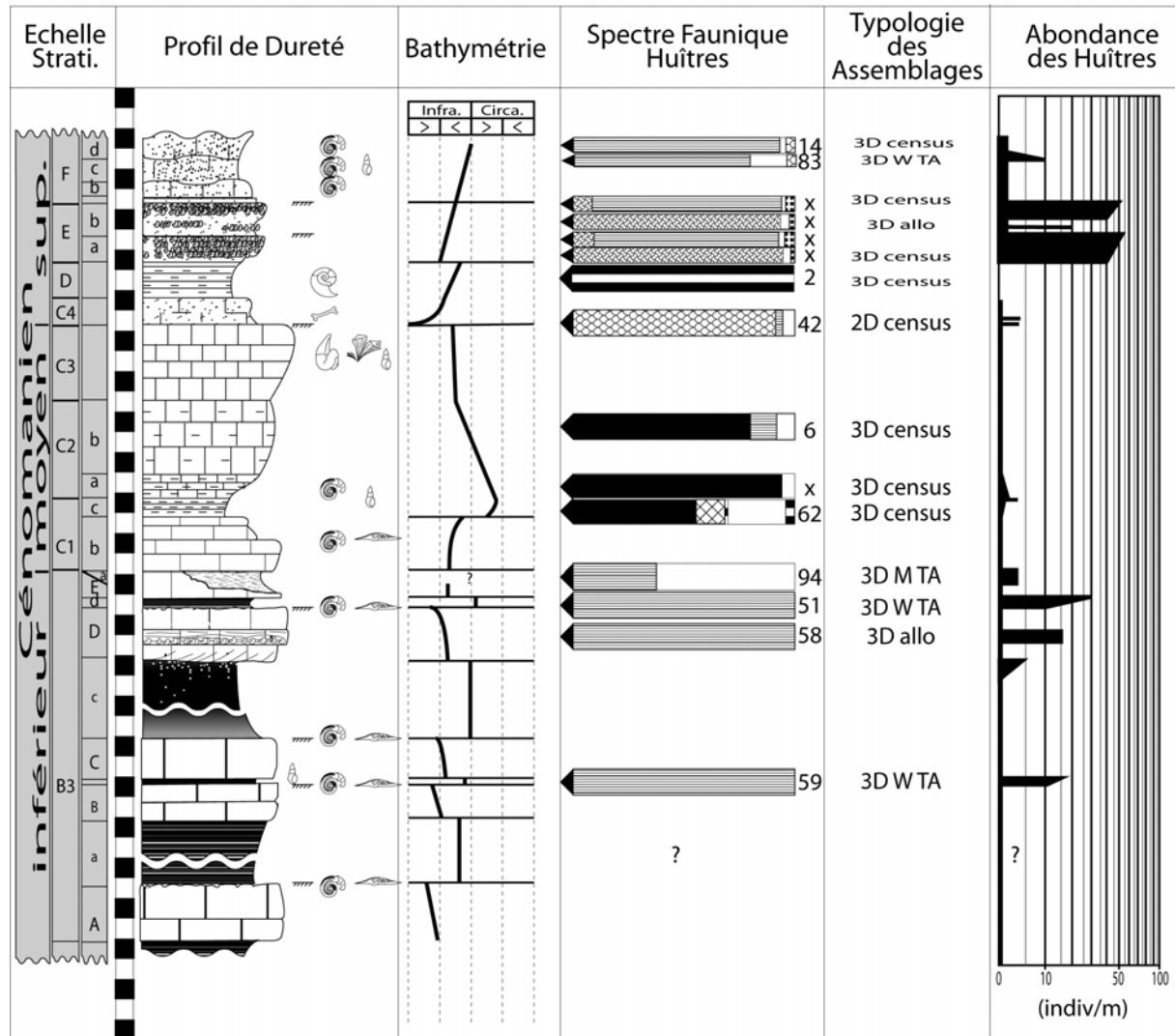


Figure 2-12: Ile Madame
(1°06'30"W ; 45°57'10"N)

La coupe débute sur l'estran au sud de l'île avec les premières barres calcaires du B3 orientées NW-SE. Contrairement à ce qu'ont pu décrire Neumann (1963) et Moreau (1993), B3 n'est composée que d'une série de cinq « plateformes » carbonatées interrompues par des niveaux argilo-glaucieux et non d'une série de sept. Les intercalaires argileux sont fréquemment constituées de lumachelles de *Rhynchostreon suborbiculatum*. Les barres contiennent quant à elle de nombreux *Ichthyosarcolithes triangularis*, des *Neitheas*, et des échinides. Ces derniers indiquent cependant que l'environnement de dépôt de ces différents niveaux n'est pas le même. Les niveaux les plus récents sont les plus profonds au vu de l'apparition successive de *Periaster elatus* au sommet de « C » et de *Micraster cf. distinctus* dans « D ». Ces barres carbonatées sont également très riches en oolites, caractérisant l'environnement de dépôt très agité qui régnait alors sur ces « plateformes ». Une seule barre

contient réellement une lumachelle d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*), les autres ne contiennent que quelques individus plus épars. Chacune de ces barres s'achève par un important arrêt de sédimentation. Il est marqué par l'implantation d'un rudiste (*Sphaerulites foliaceus*) significatif de conditions environnementales plus calmes et surtout moins turbides.

Une lentille argilo-marneuse ocre vient interrompre cette série. On y observe de très nombreuses *Rastellum carinatum* et *Rhynchostreon suborbiculatum*, de nombreux articles de pentacrines, des échinides (*Hyposalenia acanthoides*) des brachiopodes et le rudiste *Ichthyosarcollites triangularis*. Toutes ces faunes aux affinités paléoécologiques diverses témoignent que ce banc est marqué par un important remaniement. Cette lentille est en discontinuité majeure (tant sur la lithologie que sur la faune qui la compose) avec la série qui la précède. Elle marque ainsi le début du Cénomaniens moyen bien qu'aucun marqueur stratigraphique n'y a été trouvé. En effet la présence de pentacrine témoigne d'un important approfondissement corrélable avec celui visible sur la coupe de Rioux (Charentes-Maritime, non étudiée dans cette thèse). Cette dernière présente alors une importante faune d'ammonite (*Acanthoceras pseudorenevieri* et *Acanthoceras* sp. juv.) indicatrice de l'extrême base du Cénomaniens moyen (Moreau, 1993). Sur la coupe de l'Ile Madame, ce n'est que dans la série de barres calcaires sus-jacente du C1 qu'apparaissent progressivement les *Praealveolina* gr. *cretacea*, indicatrices de la limite biostratigraphique.

La transition entre C1 et C2 est marquée par le développement d'huîtres très diversifiées et de rudistes pionniers *Ichthyosarcollites triangularis* et *Sphaerulites foliaceus*. Ils sont associés à une riche faune d'échinides (*Periaster elatus*, *Mecaster grossouvrei*) et de térébratules caractéristiques d'un environnement de vasière carbonatée très calme et probablement assez profonde dans l'étage infralittoral. Il paraît cependant difficile de définir où se positionne cet environnement sur le profil de dépôt. Est-il suffisamment profond pour ne pas être affecté par la houle du large (minimum offshore supérieur) ou est-il abrité derrière une barrière carbonatée ?

La sous-unité C2 est un calcaire micritique gris à stratification amygdalaire. Bien que les organismes soient abondants (rudistes, échinides brachiopodes...). La faune d'huîtres est présente en base de coupe. Elle est principalement représentée par des *Pycnodonte vesicularis* var. *hippopodium* encroûtant par dizaines des *Ichthyosarcollites triangularis*. La partie supérieure de cette sous-unité est surtout composée de faunes remaniées par cette sous-unité présentant d'importants clinofformes.

La sous-unité C3 est marquée par un environnement péri-récifal dominé par les rudistes (*Caprina adversa*, *Polyconites operculatus*), les stromatopores (*Actinostromaria stelata*), les gastéropodes (*Nerinea*, *Harpagodes*, *Pterodonta*), mais quasiment aucune huître n'est présente au sein de cette formation. Elles arrivent postérieurement de manière massive (*Rastellum diluvianum*) dans l'unité lithologique, par encroûtements successifs à chaque arrêt de sédimentation. Ces arrêts de sédimentation sont induits par la grande régression qui s'opère entre le Cénomaniens moyen et le Cénomaniens supérieur. La faune de vertébrés (Vullo, 2002) et les débris articulaires de *Frenelopsis* témoignent de la remise en eau progressive de la sous-unité C4. L'environnement sédimentaire confirme également cette idée avec l'apparition de conditions environnementales de plus en plus calmes : il est possible d'observer le remplacement progressif de banc sableux ocres à la base de cette sous-unité par de petites alternances argilo-silteuses à son sommet.

L'unité D est un calcaire marneux à stratification rythmée diffuse très pauvre en huître (hormis quelques juvéniles encroûtant des nautilus). La macrofaune contient essentiellement quelques échinides (*Goniopygus*, *Mecaster*, *Pygaulus*,) et des nautilus témoignant de l'ouverture du milieu de dépôt de cet environnement vraisemblablement infralittoral inférieur.

L'unité E est composée de sable et de grès glauconieux. C'est un ensemble remarquable où sont développées deux bio-constructions métriques de *Pycnodonte bauriculata* terminées par des niveaux à *Rhynchostreon suborbiculatum*. L'analyse environnementale de cet ensemble est présentée en détail dans le chapitre 3. Le chapitre 5 reprend également en partie l'interprétation de cette unité puisque c'est dans la première lumachelle qu'a été prélevée l'une des pycnodontes traitées dans l'analyse des isotopes stables.

L'avant-dernière unité présente à l'île Madame, F, est le « calcaire supérieur à *Ichthyosarcolites* » (*sensu* Moreau, 1993). C'est un calcaire bioclastique grossier composé de quatre bancs principaux. Il correspond à un environnement infralittoral inférieur de haute énergie. Seul le deuxième banc peut être considéré comme riche en huîtres avec de nombreuses *Rhynchostreon suborbiculatum*, des *Rastellum carinatum* et des *Rastellum diluvianum*. Associé à ces derniers, il est également possible de rencontrer de nombreux rudistes, (*Ichthyosarcolites triangularis* et *Praeradiolites* sp.), des nérinés et quelques échinides infralittoraux (*Nucleopygus*, *Archiacia*, *Mecaster*) qui complètent l'assemblage. Localement, ce faciès est recouvert par un calcaire marneux blanc plus massif à huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*). Ce nouveau faciès pourrait alors correspondre à l'apparition de la sous-unité G1.

3.1.10 Carrière de St Estèphe et ancienne carrière de Roulet (fig. 2-13)

Les deux affleurements de St-Estephe et Roulet sont deux carrières (l'une encore en activité, l'autre est comblée), distantes l'une de l'autre d'1 Km environ, exploitant les mêmes niveaux d'argiles et montrant une succession lithologique globalement identique. Les quatre unités visibles (C4, D, E et F) peuvent être ainsi comparées à celles de l'île Madame.

La sous-unité C4 constitue le plancher des deux carrières. C'est un calcaire marneux, ocre/roux, légèrement sableux, assez induré, qui se charge progressivement en huîtres sur les cinquante derniers centimètres. Par ordre d'abondance, il est possible d'observer *Rhynchostreon suborbiculatum*, *Pycnodonte bauriculata* et *Ceratostreon flabellatum*. Seule la population de pycnodontes du site de Roulet sera analysée plus précisément dans le chapitre 5. En effet, si ces huîtres forment des lumachelles compactes sur les deux sites, celles-ci diffèrent dans leur composition : les pycnodontes et les *Ceratostreon*, (très abondantes sur la coupe de Roulet) ont quasiment disparu dans la carrière de St-Estephe. Cette absence profite une fois de plus au développement à l'espèce opportuniste *Rhynchostreon suborbiculatum*.

L'unité D est un niveau noir argilo-marneux, dit « argiles tégulines » d'une puissance variant dans la région entre 3,5 et 4,7 mètres (Moreau, 1993). Cet ensemble contient d'abondantes huîtres de type *Ceratostreon flabellatum*, très bien préservées, tant pour les individus de grande taille que pour ceux plus juvéniles. Là encore, la coupe de Roulet montre une faune beaucoup plus dense que celle de St-Estephe. Cet environnement très particulier semble vraiment très protégé et rappelle l'environnement de la sous-unité B2 de l'île d'Oléron (même faciès, même population d'huîtres). Par analogie, cette unité est donc interprétée comme une vasière argileuse infralittorale inférieure très calme. Elle est également beaucoup moins exposée que le même niveau de l'île Madame.

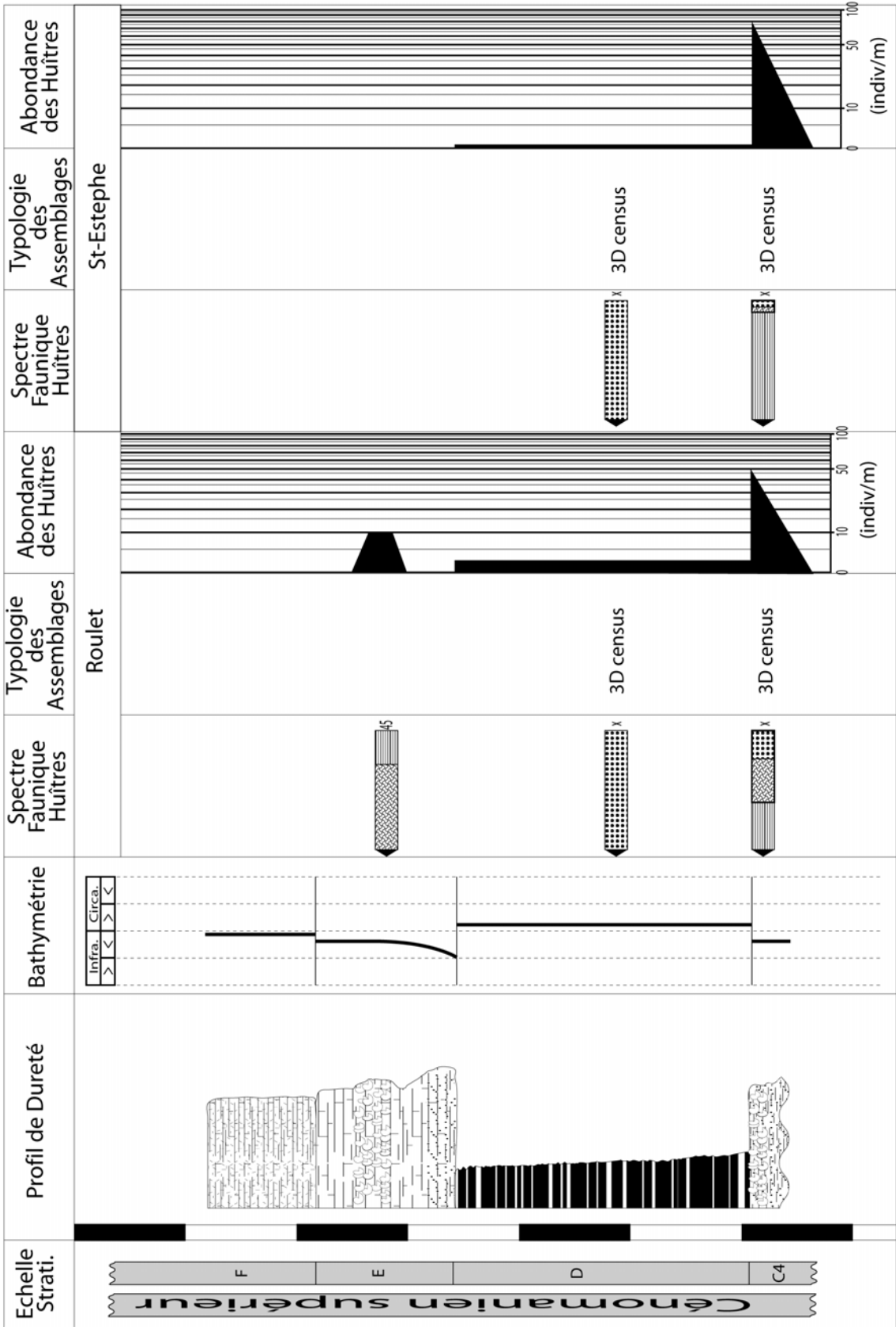


Figure 2-13 : Roulet et St-Estephe
(0°02'30"E ; 45°34'20"N) et (0°02'40"E ; 45°35'00"N)

L'unité E débute par un niveau calcaire très sableux pauvre en faune. Cet ensemble est globalement mal stratifié et apparaît parfois très noduleux. D'après Moreau (1993) ce phénomène est dû à une cimentation précoce hétérogène. La partie médiane de l'unité E de Roulet présente une forte concentration en *Pycnodonte biauriculata* et *Rhynchostreon suborbiculatum*, par opposition à la carrière de St-Estephe où aucun spécimen des 2 espèces n'a pu être récolté. A cet endroit, le calcaire est très induré et les huîtres prélevées proviennent pour la majorité d'individus emballés dans des nodules carbonatés commençant à se détacher de l'affleurement. Les individus sont non jointifs et peuvent atteindre de très grande tailles (jusqu'à près de 90 mm pour les pycnodontes). Cette deuxième population de *Pycnodonte* a conduit à une étude géochimique des isotopes stables présentée dans le chapitre 5. La faune d'ostreïdés disparaît aussi progressivement qu'elle est apparue.

La dernière unité, F, est reconnaissable à son calcaire bioclastique assez grossier riche en *centimétriques triangularis*. Il se débite en petites paquettes irrégulières et discontinues. Les bioclastes qui le composent sont les rudistes, des nérinées, des ptérodontes, des coraux solitaires, des bryozoaires, des échinides (*et, Nucleopygus*), des algues dasycladacées Moreau (1993) ... Ce faciès détritique traduit un environnement de type infralittoral inférieur agité similaire à celui de l'Ile madame à la même époque.

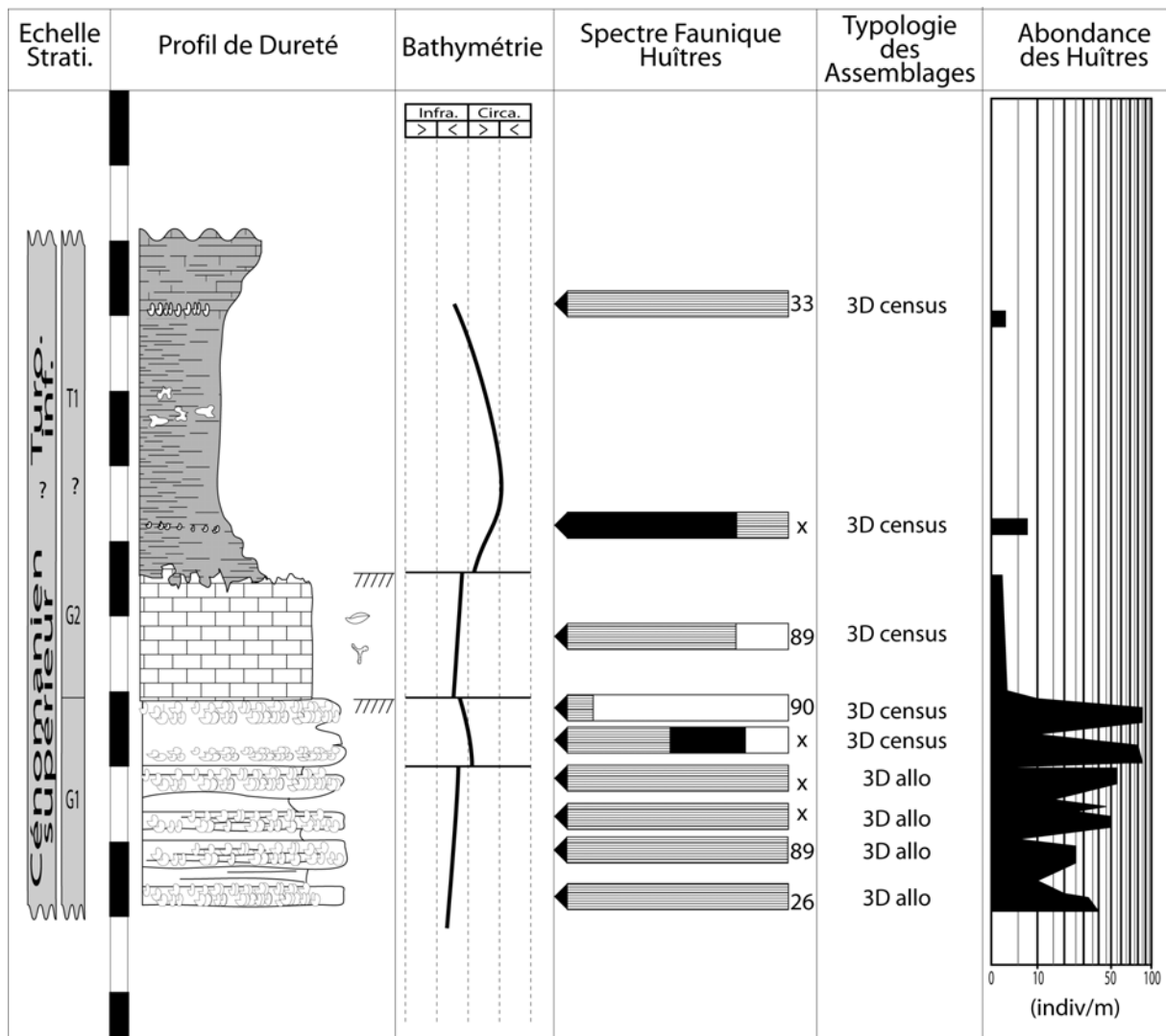


Figure 2-14 : Falaise de Port-des-Barques
(1°05'05"W ; 45°57'00"N)

3.1.11 Falaise de Port-des-Barques (fig. 2-14)

La falaise de Port-des-barques prend la suite de la coupe cénomaniennne de l'île Madame en présentant les sous-unités G1, G2, et la base du Turonien. D'après Moreau (1993), le « calcaire supérieur à *centimétriques* » (unité F) serait directement situé au-dessous de la falaise. Cette falaise se présente en deux parties séparées par une faille normale orientée N80° et plongeant à 60° vers le SW.

La coupe débute à la base du compartiment sud-est par une série de bancs riches en *Rhynchostreon suborbiculatum* constituant la sous-unité G 1.

- (1) Le premier banc est un grès fin assez glauconieux. Sa surface inférieure est ondulée et le reste du corps sédimentaire peut présenter quelques figures de chenaux. Les huîtres sont abondantes à la base mais disparaissent progressivement sur une trentaine de centimètres. On trouve encore quelques débris de rudistes et quelques *Rastellum carinatum* remaniées de l'unité F sous-jacente.
- (2) Le deuxième banc est un calcaire toujours très gréseux montrant d'importants litages en mamelons caractéristiques de dépôts de tempêtes. Les huîtres se répartissent de manière homogène dans ce niveau laissant présager de sérieux doutes sur l'autochtonie des faunes.
- (3) La troisième lumachelle est constituée, dans le détail, par une série de plusieurs lits coquilliers discontinus sur environ 1 mètre. Elle est du même type lithologique que les bancs précédents excepté, la raréfaction des éléments glauconieux. La stratification interne présente des ondulations de forte longueur d'onde ($\lambda \sim 2-3$ mètres) et de faible amplitude ($A \sim 10$ centimètres). Les *Rhynchostreon suborbiculatum* y sont très concentrées et Moreau (1993) y rapporte la présence de *Rastellum carinatum* (?).
- (4) Une quatrième et dernière lumachelle monospécifique à *Rhynchostreon suborbiculatum* peut être observée avant l'apparition d'un joint continu très marqué.
- (5) La lumachelle sus-jacente débute directement après la discontinuité. Toujours constituée d'huîtres, elle est cette fois très diversifiée et contient un mélange de *Rhynchostreon suborbiculatum* et de *Pycnodonte vesicularis* avant d'être progressivement colonisée par de petites *Rastellum carinatum*.
- (6) la dernière des lumachelles est dominée par les *Rastellum carinatum* et quelques *Rhynchostreon suborbiculatum*. Les *Pycnodonte vesicularis* ont totalement disparu.

Si toutes ces lumachelles se développent en contexte globalement infralittoral inférieur, elles ne seraient avoir le même environnement biosédimentaire : elles ne présentent pas la même organisation et ne sont d'ailleurs pas composées des mêmes espèces. Une analyse plus précise de la genèse de ces environnements à huîtres sera exposée dans le chapitre 3.

La sous-unité supérieure G2 est un calcaire marneux. Elle est séparée de G1 par un niveau bioturbé non encroûté. Elle est très riche en faune d'échinides (*Leymeriaster*, *Discoidea*, *Orthopsis*), de brachiopodes (*Terrebratella*), *Arca*, bryozoaires et présente même quelques ammonites (*Metoicoceras*) rares dans la région. Les huîtres sont également présentes avec quelques *Rhynchostreon suborbiculatum* mais surtout de très gros individus de *Rastellum carinatum* (épais de 5 centimètres). Cette dernière espèce présente ainsi un

morphotype « géant » unique parmi toutes les coupes cénomaniennes échantillonnées. Cet environnement de vasière distale infralittorale inférieure peut donc être considéré comme très particulier au regard de cette faune originale.

La suite de la coupe se poursuit sur le compartiment Nord-Ouest, à droite de la faille.

Il est possible de retrouver sur estran un niveau jaune marneux à térébratules semblable au G2 situé en haut de falaise sur l'autre compartiment. L'érosion de la côte souligne alors sa décarbonatation par à-coups. Elle se réalise en un minimum de trois épisodes marqués par de petites vires, pour aboutir à un faciès marneux gris plus argileux qui constitue quasiment le reste de la falaise. Ce changement de faciès rapide mais continu témoigne de l'enneigement brutal de la plateforme.

Les marqueurs stratigraphiques y sont pauvres (ainsi que la faune en général) si bien qu'un doute subsiste quant à la position de la limite cénomano-turonienne. Ce faciès très argileux témoigne d'un environnement circalittoral (supérieur ?) et marque ainsi la fin de la grande transgression du second ordre qui s'opère à cette époque (Hardenbol *et al.*, 1997). Deux niveaux à huîtres sont repérables sans qu'ils constituent pour autant de véritables lumachelles. L'un se situe en base de falaise, avec la présence de très petite *Pycnodonte vesicularis* et *Rhynchostreon suborbiculatum* (anoxie ?), et l'autre au sommet, riche en *Rhynchostreon suborbiculatum* de très grande taille (jusqu'à 90 mm).

3.1.12 La Vallée (fig. 2-15)

La coupe de « La Vallée » est un petit affleurement visible en talus le long d'un champ. Les conditions d'affleurements sont très hétérogènes suivant l'année et surtout très médiocres comparées aux diverses coupes présentées jusqu'ici. Il est néanmoins possible d'observer de manière continue la sous-unité G2 cénomanienne et la base du Turonien. L'absence de marqueurs stratigraphiques rapprochés nuit toujours à la définition d'une limite cénomano-turonienne précise.

Le premier niveau est un ensemble marneux jaune riche en faune et présentant de petits bryozoaires, des térébratules, des *Neitheia* et quelques *Rastellum carinatum*. Il correspond à l'unité G2 clairement identifiée sur la coupe de Port-des-Barques. La faune relativement semblable traduit le même type d'environnement infralittoral inférieur bien que les *Rastellum carinatum* rencontrées ne soit pas aussi développées.

Le niveau suivant est une marne légèrement plus argileuse de couleur grise. Seul quelques *Rhynchostreon suborbiculatum* de grande taille ont pu être observés. Ce niveau à grandes huîtres constitue une nouveauté car il n'est pas présent sur la coupe de Port-des-Barques.

Les marnes suivantes sont de plus en plus argileuses et présentent un débit en petites plaquettes. On y trouve de nombreuses *Pycnodonte vesicularis* de petite taille malheureusement fracturées par la diagenèse ainsi que de nombreux échinides présentant également des formes naines. Une question se pose alors : cette faune naine est-elle induite par un événement anoxique global (« organic anoxic event » OAE) caractéristique de cette transition cénomano-turonienne (Arthur *et al.*, 1997)? Une étude plus approfondie du sédiment encaissant mériterait cependant d'être entreprise afin de vérifier cette hypothèse.

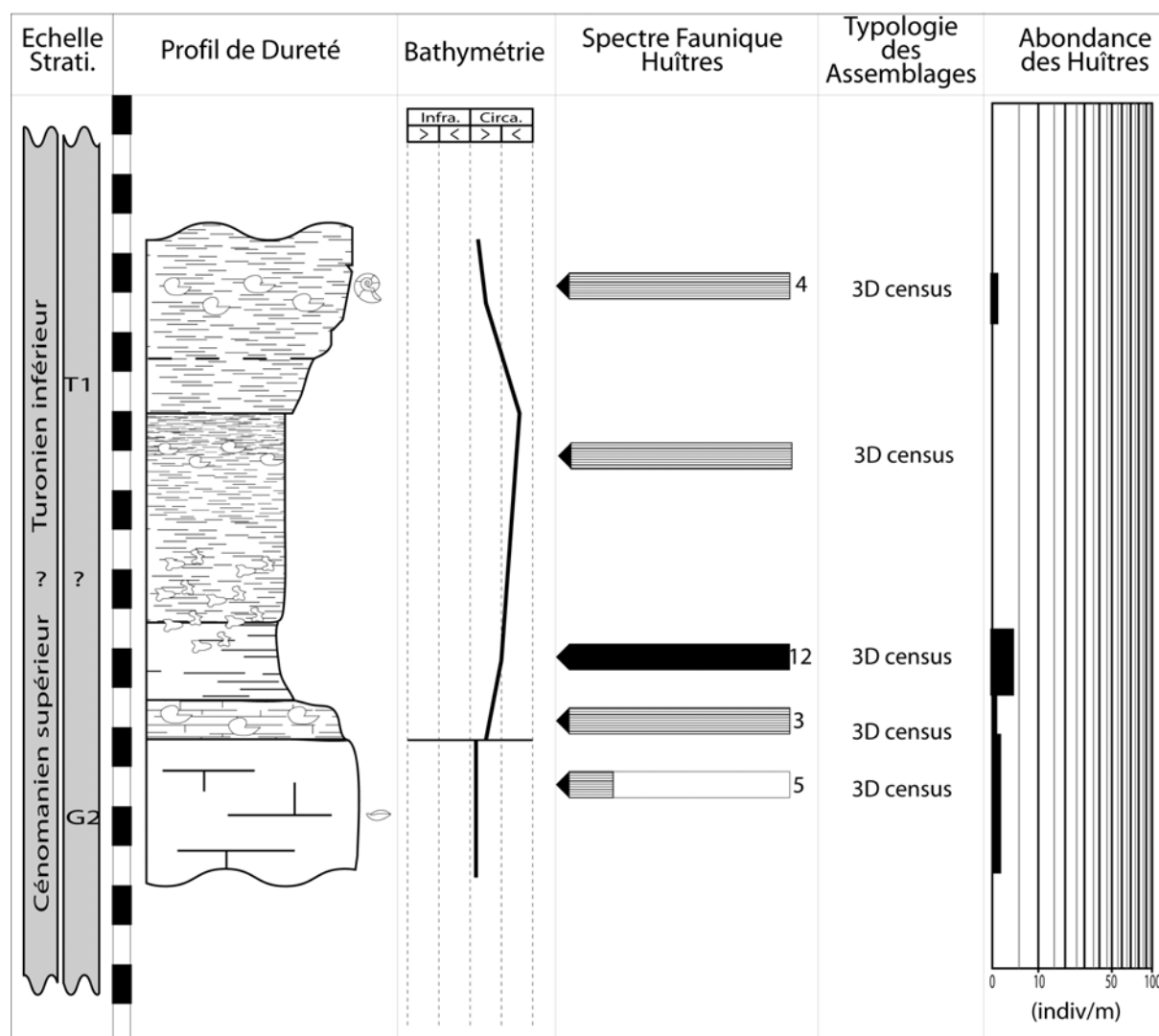


Figure 2-15 : La Vallée
(0°51'15"W ; 45°53'30"N)

Une longue série marneuse de près de sept mètres est très pauvre en huître mise à part un banc de *Rhynchostreon suborbiculatum* de grande taille. Il s'agit dans un premier temps de marnes grises (5 mètres) en plaquettes semblables aux bancs à petites pycnodontes. Elles contiennent également de nombreuses poupées carbonatées dans leur partie inférieure. La stratification disparaît progressivement pour passer à des marnes vertes. Ces marnes pauvres en faune continuent de traduire un environnement de vasière carbonatée très profond en domaine circalittoral supérieur.

Le dernier banc observable est un ensemble de calcaires crayeux assez massif de trois mètres d'épaisseur minimum (le toit n'est pas observable). Il contient quelques *Rhynchostreon suborbiculatum* de grande taille identique à celles qui sont observables en base de coupe ou au sommet de la falaise de Port-des-Barques. Ce niveau est connu dans la région puisque lors des labours, ces huîtres sont remontées dans les champs en compagnie d'ammonites (*Mammites nodosoides*) et de nombreux échinides (*Periaster*, *Micraster*). Le retour de ces faunes témoigne d'un environnement plus clément bien oxygéné (au vu de l'important développement des *Rhynchostreon suborbiculatum*), probablement situé à l'interface infralittoral/circalittoral.

3.2 Le Campanien supérieur aquitain

3.2.1 Falaise de Barzan, « le Pilou » (fig. 2-16)

L'étude du Campanien supérieur effectué dans ce travail commence par l'affleurement de la plage de Barzan et sa falaise du Pilou. Cette coupe débute sur estran avec le sommet de la biozone C III et s'étale sur les biozones à foraminifères C IV (de la FO à *Siderolites praeviali* à la FO d'*Arnaudiella grossouvrei*), C V (de la FO à la LO d'*Arnaudiella grossouvrei*) et CV (présence d'*Orbitoides media* dans les falaises de Charente) (Platel, 1989).

L'estran de la plage de Barzan se situe à 500 mètres à l'ouest de la falaise du Pilou. Il montre une surface très riche en éponges et de petits biohermes à bryozoaires d'une dizaine de centimètres d'épaisseur au maximum. Sur cette surface, il est possible d'observer des *Neithea* et quelques huîtres. Ces dernières, bien que peu nombreuses sont assez diversifiées (4 espèces). Ce hardground basal est marqué par un pic d'abondance de *Rastellum carinatum*, une espèce habituellement présente en trace dans ce type de faciès. L'important développement des spongiaires est caractéristique des vasières à spongiaires du C III et marque sa terminaison (Platel, 1989).

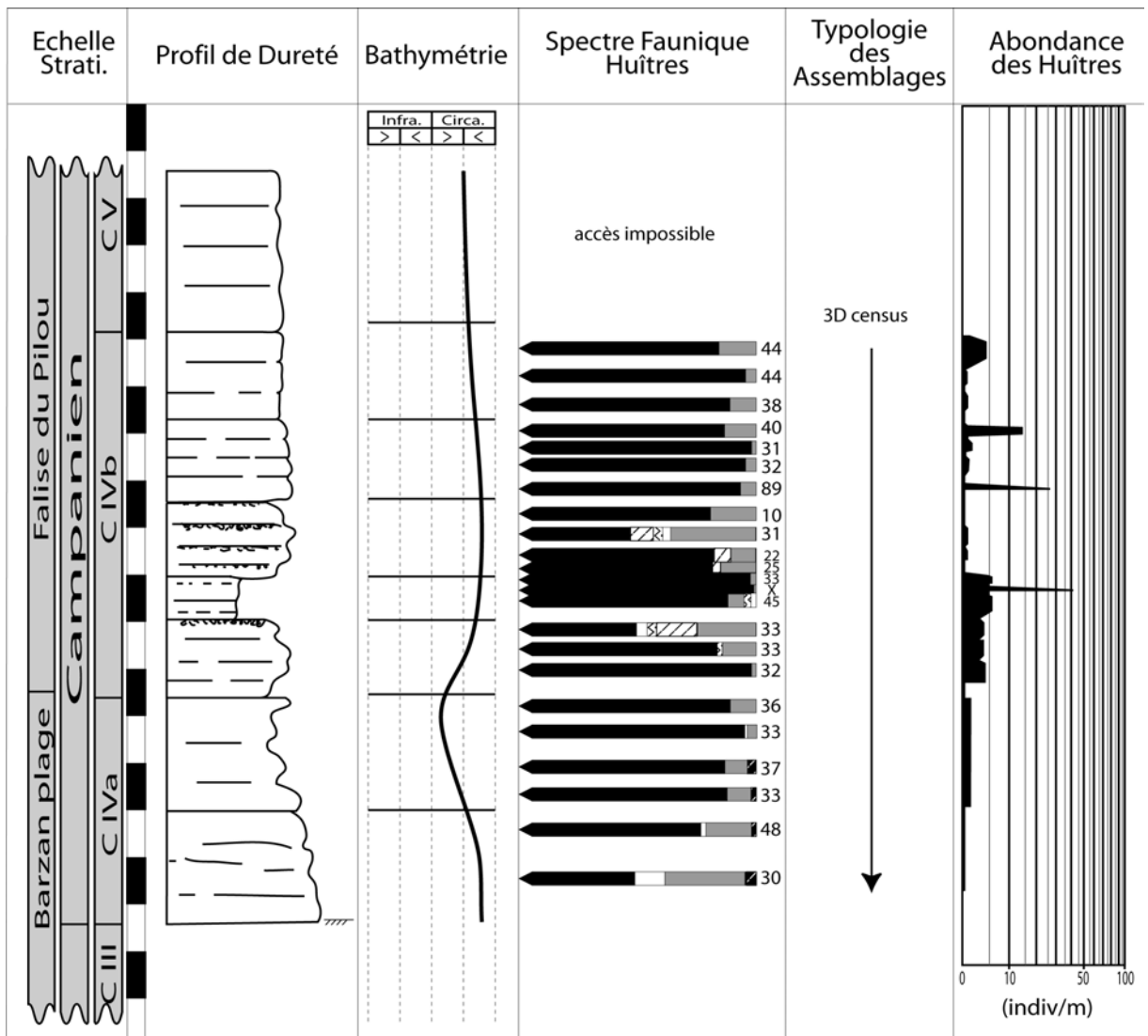


Figure 2-16 : Barzan plage & falaise du Pilou
(0° 52'32"W ; 45° 31'27"N) et (0° 52'20"W ; 45° 31'05"N)

La biozone C IV débute sur la plage et se poursuit dans la falaise du Pilou. La rythmicité de ses bancs est étonnante. Au sein de cette unité, sept barres contenant chacune d'elles entre quatre et cinq bancs plus ou moins bien stratifiés se succèdent :

- la première barre, bien délimitée de part et d'autre par une importante concentration de bryozoaires et d'éponges, est composée de quatre bancs faiblement marqués ; la faune y est très pauvre ;
- la deuxième, mieux stratifiée, laisse apparaître quatre bancs dont les deux centraux sont colonisés par de nombreux bryozoaires ;
- la troisième, d'un ton plus jaune, est encore composée de quatre bancs ; le dernier s'achève par un hardground intensément colonisé par des bryozoaires et des spongiaires ; les faunes de cette barre sont de plus en plus denses, en particulier pour les ostréidés ; pour cette barre comme pour les suivantes, le relief des bancs qui la composent est avant tout dû à l'abondance des organismes ;
- la quatrième est une barre plus tendre que les précédentes et apparaît donc sous forme de vire ; Paradoxalement, la faune n'en est cependant pas moins abondante puisqu'elle présente à son toit une importante concentration de coquilles, majoritairement de type *Pycnodonte vesicularis* ; elle peut également être subdivisée en quatre bancs de tailles semblables ;
- la cinquième est une barre plus blanche et possède une faune d'ostréidés moins abondante que dans les barres précédentes ; elle est cependant diversifiée avec une forte proportion de *Rastellum* ;
- la sixième barre commence par le développement d'une petite lumachelle de *Pycnodonte vesicularis* ; quatre bancs y sont identifiables, mais il ne s'y observe pas de véritables changements dans le type ou la fréquence des faunes qui les composent ;
- la septième barre est parmi l'une des plus développées (~ 4 mètres contre 2 à 3 mètres pour les autres) ; elle ne possède cependant que quatre bancs à l'identique des autres ; situé en haut de falaise, elle est inaccessible et n'a pu être échantillonnée.

Enfin, il est possible d'observer en sommet de falaise une huitième barre carbonatée plus importante encore que les précédentes (~5-6 mètres). Selon Platel (1989), elle appartiendrait à la base du C V mais comme la précédente il n'a pas été possible d'y réaliser de comptages.

3.2.2 *Falaise du Caillaud (fig. 2-17)*

Située plus au nord-ouest, la falaise du Caillaud reprend en partie la coupe précédente puisqu'elle s'étend de la fin de la biozone C Va à la base de la biozone C VI. Elle permet ainsi de compléter les échantillonnages non réalisés au sommet de la coupe du Pilou.

La dernière barre de la formation C IV (n°7) apparaît ici en début de coupe (a). C'est un faciès bleu/gris ou la stratification de quatre bancs mise en évidence sur la falaise du Pilou est plus difficile à observer. L'épaisseur de cette barre est aussi moins grande et la faune plus abondante. Là encore les huîtres se retrouvent plutôt concentrées à sa base.

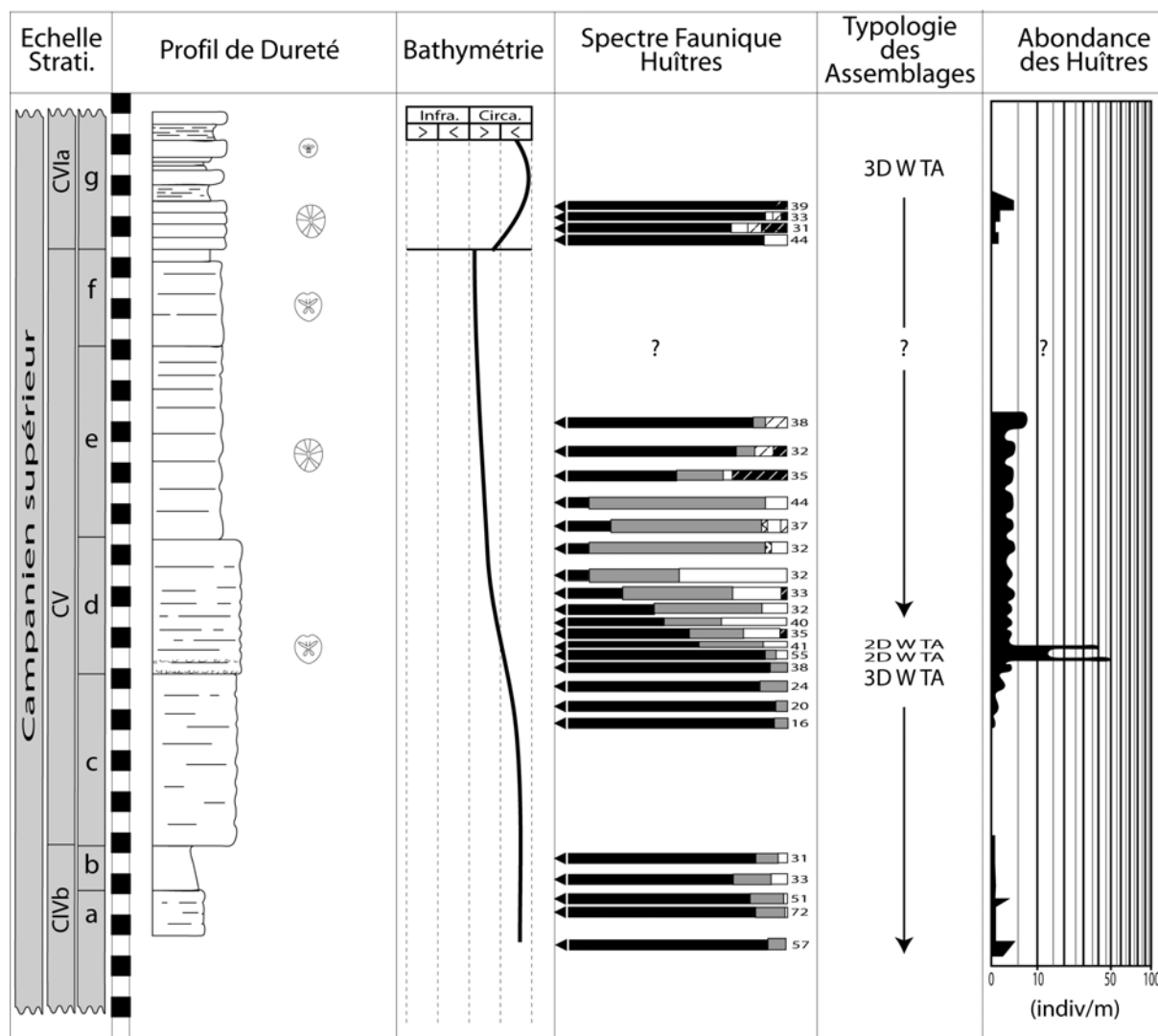


Figure 2-17 : Falaise du Caillaud
(1°53'40"W ; 45°31'40"N)

Le stratification du niveau suivant (b), devient de moins en moins nette. Parmi l'abondante faune à coloniser ces différents bancs se trouvent des échinides *Offaster* et de nombreux radioles d'oursins réguliers, des *Neitheia*, des pectinidés, des spondyles, des rhynchonelles, de petits bryozoaires...

A partir du niveau supérieur (c), apparaît l'astéride *Metopaster hypertelicus* qui permet, selon Villier (1996), de marquer le passage dans la biozone C V. Cependant, le marqueur stratigraphique conventionnel, *Arnaudiella grossouvrei*, y est absent. A de rares endroits qui sont fonction de l'action de l'érosion, ce niveau possède ou non une stratification très diffuse. A la base de cet ensemble, la faune d'ostéridés a quasiment disparu. Seule une ou deux rares coquilles de *Pycnodonte* ont pu être ramassées. Cette tendance azoïque change progressivement sur les deux derniers mètres précédents (d).

La base de la barre (d) est marquée par l'installation d'une double lumachelle de *Pycnodonte vesicularis* lors de deux arrêts de sédimentation successifs. Les surfaces de ces lumachelles sont visibles sur estran et permettent d'observer une véritable paléo-biocénose. Les coquilles sont intactes avec leurs deux valves en position de vie et regroupées par petit paquet à l'image des huîtres actuelles colonisant un rocher. Les individus les plus jeunes sont cependant absents, soit parce qu'ils n'ont pas résisté à la diagenèse, soit parce qu'ils ont été

vannés. Cette dernière hypothèse indiquerait alors qu'ils n'étaient pas cimentés sur un fond durci mais plutôt qu'ils se sont développés sur un fond meuble (ou ferme) d'une vasière carbonatée distale.

L'organisation des niveaux suivants (d) et (e) est difficile à lire. Contrairement aux niveaux précédents ((a), (b), (c), et dans une moindre mesure (d)) les bancs sont clairement identifiables mais les barres dans lesquelles ils s'inscrivent ne sont plus observables. La densité des huîtres est très importante, le long de ces deux niveaux. Dans le détail, elles semblent se localiser préférentiellement en base de banc plutôt qu'à leur sommet ou dans les vires.

La fin de l'unité (e) et l'unité (f) n'ont pu être échantillonnées rigoureusement en terme de comptage d'espèces (recensement ou densité) du fait d'éboulis situés sur la falaise. Quelques huîtres de l'unité (f) peuvent cependant être observables en blocs. On y trouve de grosses *Pycnodontes vesicularis* var. *hyppopodium* d'une taille supérieure à 150 mm. Lors de la transition entre ces deux niveaux (d) et (e) apparaît le foraminifère benthique marqueur de la biozone C VIa, *Orbitoides media* (Platel, 1989).

L'ensemble (f) semble cependant reprendre une cyclicité de quatre bancs dans une barre tout comme la partie (g).

Les bancs de la fin de la coupe (h) s'individualisent nettement en calcaire massif et les vires deviennent très marneuses. Les huîtres y sont absentes, au moins sur la petite partie visible à l'affleurement, mais sont vraisemblablement présentes à l'état de trace comme sur le reste de la coupe.

3.2.3 Talmont « église » (fig. 2-18)

La coupe de Talmont est considérée comme appartenant au C VI b de part la présence de *Orbitoides media*. Elle ne présente cependant pas de niveaux repères corrélables avec la falaise de Barzan située à 1500 mètres. Il est donc difficile d'estimer la lacune éventuelle séparant ces deux coupes. Bien qu'ayant toujours le même type de faciès marno-calcaires grisâtre, cette coupe présente un faune très diversifiée et de nombreuses figures sédimentaires significatives d'autant d'environnements bio-sédimentaires différents.

Sur le platier, à marée basse, se découvre une série de quatre bancs calcaires très durs, riches en silex, en petites colonies de spongiaires et bryozoaires (a). Recouvert d'algues, il est difficile d'en dire plus quant à la nature des ostréidés qui pourraient le coloniser.

La présence d'obliques arquées dans le banc sus-jacent indique la présence d'un corps progradant, transportant de nombreuses petites *Ceratostreon pliciferum* (b). Si l'autochtonie de cette faune paraît peu vraisemblable, l'abondance des *Ceratostreon* dans cette coupe (même dans les niveaux les plus calmes) souligne la proximité de leur biotope. Les obliques sont rapidement effacées par d'importantes bioturbations se développant à la surface de ce banc. Ces mêmes bioturbations favorisent l'induration de ce banc marno-calcaire resté assez tendre à sa base.

Une deuxième série d'obliques arquées d'une cinquantaine de centimètres s'installe en (c). Ces obliques sont soulignées par l'érosion des vagues qui creusent ce banc très tendre. C'est un milieu assez agité qui voit transiter de nombreux bioclastes d'origines très diverses (astérides, bryozoaires, lamellibranches, échinides, spongiaires, *Orbitoides*, rhynchonelles...).

La présence de lamines sub-planes en base du banc bioclastique « d » peuvent s'interpréter comme la mise en place d'une série d'environnements très agités.

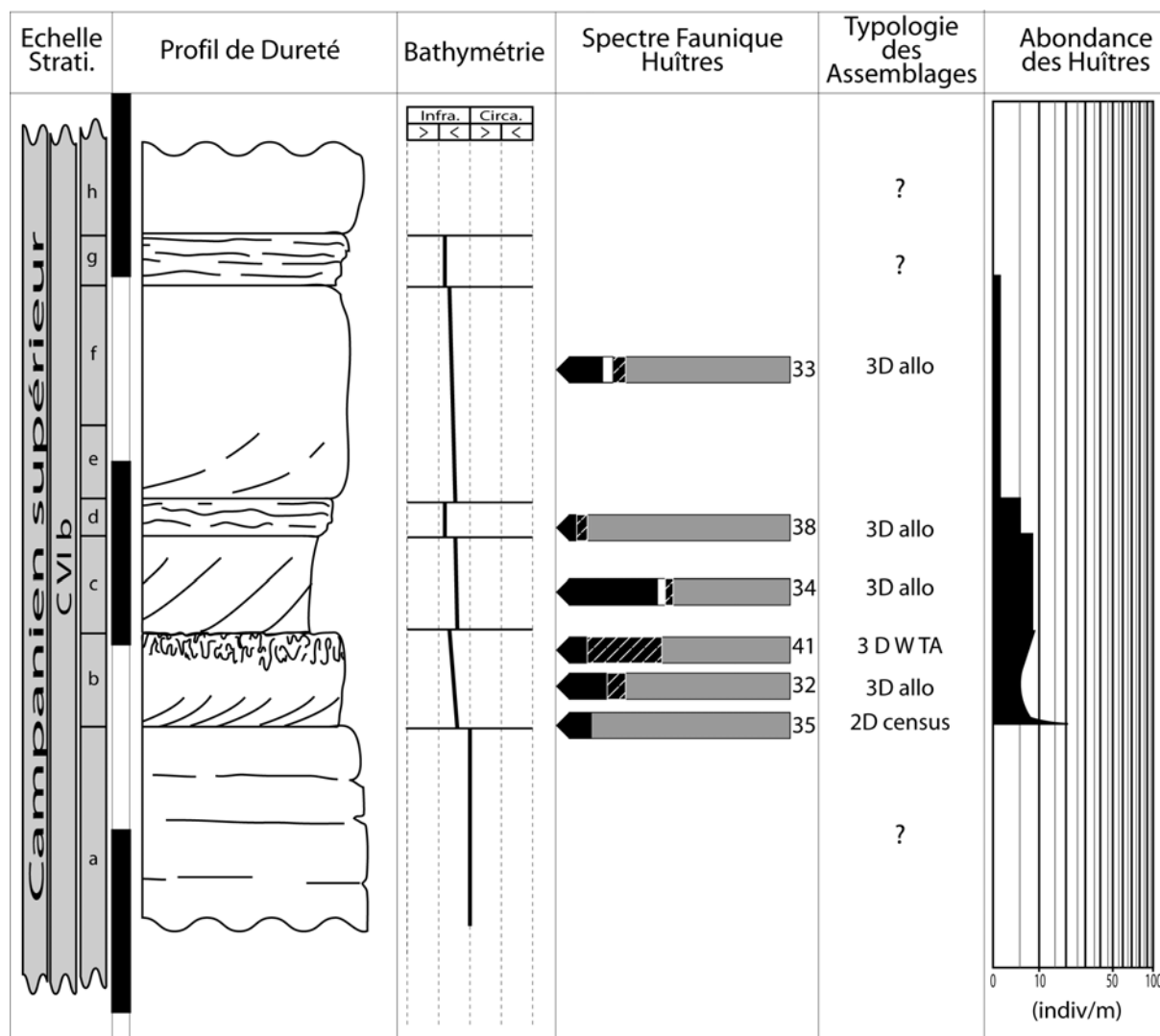


Figure 2-18 : Talmont "église"
 (0°54'30"W ; 45°32'04"N)

En effet, après une brève période de calme, un deuxième environnement agité se met en place comme le révèle la présence d'obliques dans le banc « e ». L'hydrodynamisme du milieu décroît de nouveau progressivement jusqu'à la disparition totale de toute figure sédimentaire en « f ».

Un dernier milieu très agité se remet en place comme le témoigne l'apparition de lamines sub-planes dans le banc « g », au sein d'un faciès très bioclastique semblable à « d ».

Cet environnement hydrodynamique est un épisode de courte durée puisque dans le banc (h) sus-jacent reprend une sédimentation calme dépourvue de figure sédimentaire. Ce dernier banc est un calcaire massif mudstone à wackstone contenant quelques bioclastes millimétriques épars. Son observation est rapidement interrompue par les coulées de béton renforçant les assises de l'église de Talmont qui empêchent d'observer toute transition entre le C VI et le C VII.

Cette coupe est marquée par l'importance générale des huîtres et celle des *Ceratostreon pliciferum* en particulier. L'huître *Hyotissa semiplana* est également fréquemment rencontrée sur cet affleurement et en particulier dans le niveau bioturbé (b). Inversement, on note une baisse (relative) du nombre de *Pycnodonte vesicularis* qui ne sont d'ailleurs présents que sous forme d'individus de petite taille (inférieure à 2 centimètres).

La présence de figures sédimentaires de haute énergie et la grande diversité faunique (en ostréidés, échinides, astérides, pectinidés...) de cette coupe sont révélateurs de la tendance régressive qui s'effectue depuis le C V. Les environnements présents sur cette coupe tranchent fortement avec les environnements rythmés et monotones des falaises de Barzan, du Pilou ou encore du Campanien inférieur.

3.2.4 Meschers « Les Nonnes » et « Les Pêcheries » (fig. 2-19)

Le secteur de Meschers est étudié au travers de trois coupes. La principale est celle des Nonnes et se situe au niveau des falaises de la plage des Nonnes. Les deux autres se positionnent plus au sud-est sur le site des « Pêcheries ». Elles permettent de comparer l'occurrence des huîtres sur plus d'un kilomètre. Ces deux séries de comptages supplémentaires ont été réalisées à 500 mètres d'intervalle environ, l'un au niveau des carrelets (près des grottes de Matata), l'autre plus encore vers le sud-est de la falaise (« l'escalier »).

La coupe des Nonnes débute par les faciès de C VII. Cette biozone commence à l'apparition d'*Abrardia mosoe*, *Fallotia jacquoti* et *Orbitoides tissoti* et s'achève avec l'arrivée de *Pseudoratalia schaubi* (Platel, 1989). La base de cette biozone n'est pas visible sur les coupes des falaises de Gironde. Seule une dizaine de mètres sont observables à Meschers par marée basse à la conche dite des « Nonnes ».

Cet ensemble (a) est composé à sa base d'un calcaire gris assez bioclastique à gros rudistes (*Biradiolites royanus*, *Praeradiolites alatus*, *Lapeirousia crateriformis*...) et plagiostomes. La stratification de cet ensemble varie de manière très prononcée à quasi nulle suivant l'endroit et donc de l'action de l'érosion sur la falaise. Les huîtres sont assez peu présentes en début de coupe et majoritairement composées de *Pycnodonte vesicularis*. Ces dernières se retrouvent préférentiellement concentrées en interfaces de bancs.

L'ensemble supérieur, de couleur plus jaune (b), est toujours caractérisé par l'abondance des rudistes. Il est cependant beaucoup plus riche en huîtres avec la colonisation importante de sa surface basale. Ponctuellement, peuvent se développer des lits ou petits biostromes de *Pycnodonte vesicularis*. Ce niveau présente également de nombreux fragments d'échinides, d'astérides, de pentacrines ainsi que quelques *Cyclolites*.

D'après Néraudeau et Villier (1997), la biozone C VII est une période de transition où se retrouvent mélangés les échinides *Micraster* et *Bolbaster* en base de biozone (a) et *Nucleopygus* et *Bolbaster* dans les faciès supérieurs plus jaunes (b).

Le marqueur du C VIII apparaît dans la grande vire jaune plus marneuse située au dessus (Platel, 1989). Cette vire de près de 4 mètres est relativement pauvre en faune mis à part quelques *Bolbaster*, quelques coraux solitaires, et quelques *Praeradiolites*. A partir de la moitié supérieure, il est possible de distinguer trois légers petits ressauts dans lesquels quelques *Pycnodonte vesicularis* ont été trouvés.

La fin de la série (d) est une suite de lumachelles composée quasi-exclusivement d'ostréidés. Ces lumachelles ont toutes une taille presque métrique et forment d'importantes saillies dans la falaise. La matrice est un marno-calcaire jaune relativement bioclastique. Mis à part la présence d'huîtres, il n'y a pas de différence particulière entre la composition des bancs et celle des vires de cet ensemble. Les lumachelles sont dominées par *Pycnodonte vesicularis*, mais il est fréquent de rencontrer des *Ceratostreon pliciferum* et des *Agerostrea unguolata* en éléments traces. C'est au sein de la troisième lumachelle qu'ont été échantillonnées les deux huîtres utilisées dans les analyses géochimiques des isotopes stables (^{13}C et ^{18}O) (Chapitre 5). En plus des huîtres, il est possible de rencontrer des bryozoaires, des

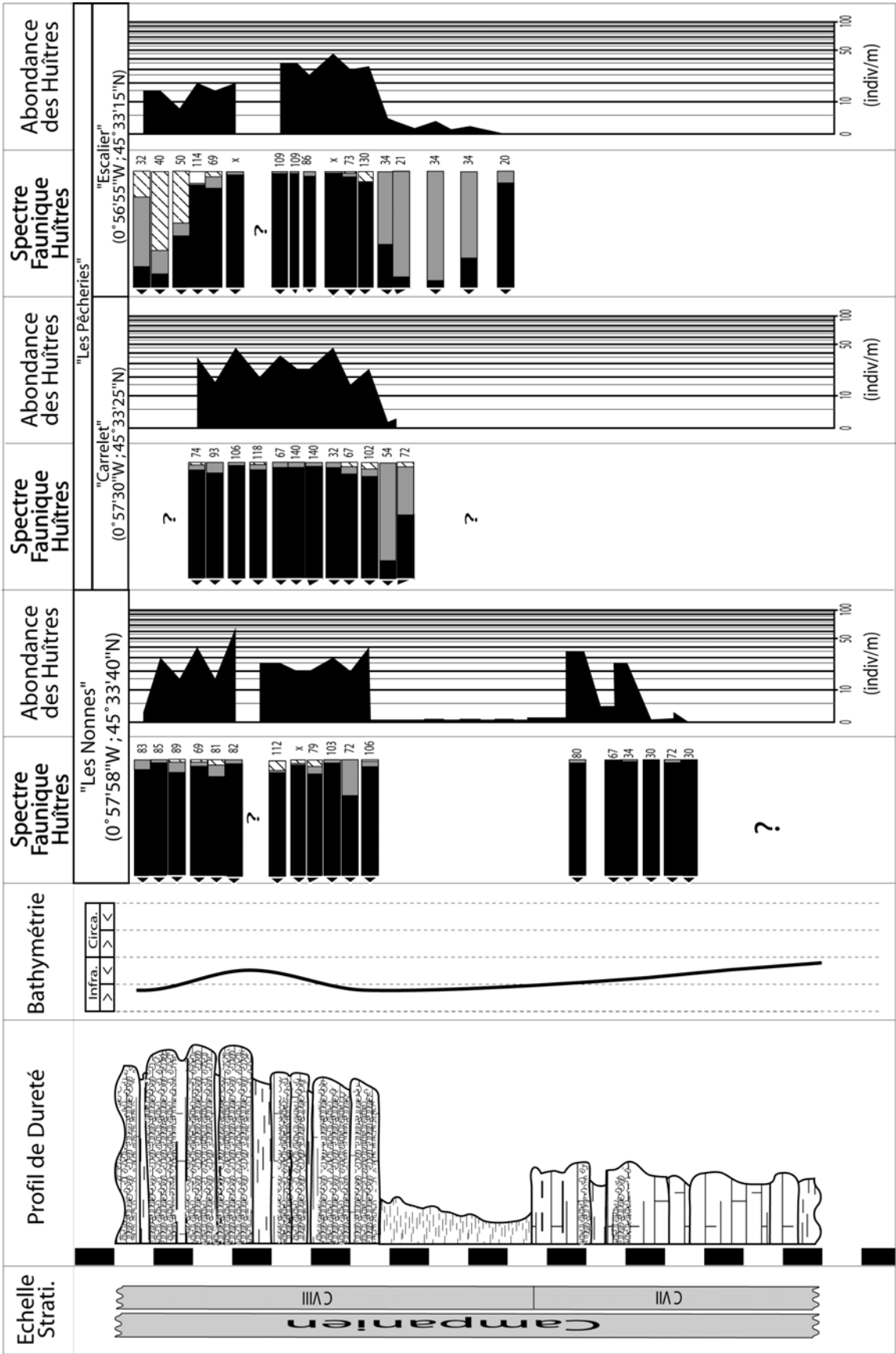


Figure 2-19 : Mescher

articles d'astérides, de nombreux *Nucleopygus* et quelques *Bolbaster*

Les deux coupes annexes des « carrelés » et de « l'escalier » situées sur le site des Pêcheries présentent un C VIII très semblable à celui observable aux « Nonnes ». Il est possible d'émettre quelques remarques sur les rapports et les différences entre ces trois coupes :

- l'organisation de la vire de quatre mètres est identique sur les trois coupes puisqu'elles présentent toute la même puissance et les trois petits ressauts où se trouvent localisées quelques huîtres ;
- les huîtres composant ces trois ressauts diffèrent selon l'endroit ; le site de Meschers est dominé par les *Pycnodonte* alors que les deux autres peuvent présenter par moment une dominante de *Ceratostreon* ;
- la densité des huîtres au sein de cette vire est croissante vers le sud-est ;
- la partie supérieure s'organise de manière identique en huit lumachelles principales, dont deux toujours remarquables ; la quatrième, parce qu'elle est la plus massive avec plus d'un mètre d'épaisseur et la troisième, parce qu'elle est en réalité composée d'un double banc ;
- suivant le site, la présence d'*Agerostrea unguolata* n'apparaît pas dans les mêmes lumachelles ; son peuplement se décale géographiquement au cours du temps ; elle apparaît d'abord au sud-est, dès les premières lumachelles, et se décale progressivement vers les Nonnes au nord-ouest pour atteindre un optimum dans la troisième lumachelle ; à cette époque, elle n'est alors plus présente près du port ; cette espèce va ensuite finir par réapparaître vers le sud-est et quitter le site des Nonnes ; au final, cette espèce souvent rencontrée à l'état de trace, va même devenir majoritaire dans un des assemblages terminaux de la coupe de l'« escalier » située la plus au sud-est.

3.2.4 Falaise de Suzac (fig. 2-20)

La falaise de Suzac se situe plus au nord de Meschers. Comme les coupes précédentes, elle est majoritairement composée de l'unité biostratigraphique C VIII.

Le C VIII est composé d'un passage de 3 mètres très pauvre en faune, correspondant à la vire des falaises de Meschers et d'une série de six lumachelles globalement riches en pycnodontes. Bien que moins nombreuses que les précédentes, ces lumachelles sont cependant bien développées puisque certaines (4^{ème} et 5^{ème}) mesurent de 1,50 mètres à 2 mètres d'épaisseur. Ces concentrations coquillières sont moins tranchées que sur les autres affleurements de la côte mais possèdent tout de même une organisation très structurée :

- chacun des bancs qui les contiennent débute par un passage où la densité des faunes est relativement faible (10 à 20 individus au maximum par mètre) ;
- les bancs se chargent ensuite progressivement en faune (et particulièrement en huîtres) jusqu'au sommet ; la composition de cette faune n'est pas homogène tout au long du banc. Il est possible de voir apparaître progressivement de nouvelles espèces (*Rastellum carinatum*, *Rastellum carinatum* et *Agerostrea unguolata*) suite à la baisse probable de la turbidité ;

- le sommet de chacun des bancs se termine de manière très brutale par un arrêt de sédimentation ; ces surfaces possèdent une forte densité d'ostréidés (*Rastellum carinatum*, *Rastellum carinatum* et *Agerostrea unguolata*).

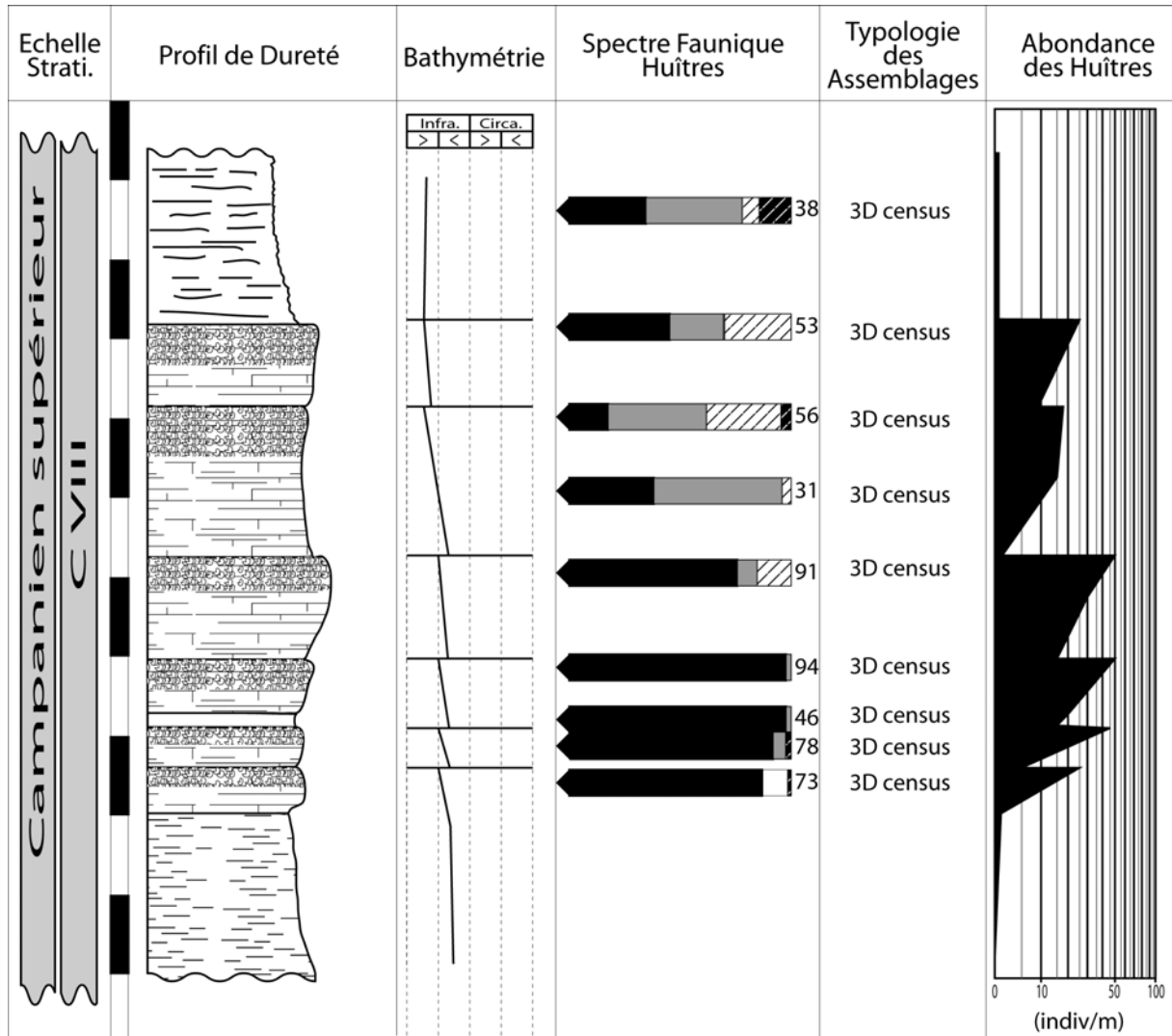


Figure 2-20 : Plage de Suzac
(0°58'54"W ; 45°34'17"N)

Cette coupe possède également une forte diversité en ostréidés (5 espèces), en rudistes (avec la présence de nombreux *Biradiolites royanus*) et d'autres bivalves (*Pinna*, *Neithea*...), de gastéropodes de débris d'algues, d'astérides, d'échinides, de crinoïdes...

Tout comme dans les autres coupes situées sur la falaise de Gironde, l'ensemble des lumachelles ne forme pas un groupe monolithique et homogène dans leur faune. Chacun des bancs possède une signature propre en terme d'abondance et proportion relative de chacune des espèces. Plusieurs changements graduels peuvent être observés, notamment dans l'abondance des *Pycnodonte vesicularis* et des *Ceratostreon flabellatum*. Ces modifications sont concordantes avec celles observées sur les affleurements précédents. Deux cycles sont observables. Le premier est marqué par un pic d'abondance des pycnodontes en base de troisième lumachelle (~98%) et le deuxième par un pic d'abondance de cette même espèce dans la sixième lumachelle (~47%). Entre les deux, la proportion de pycnodontes diminue progressivement pour atteindre un minimum de 17% dans la cinquième lumachelle.

3.2.5 Archiac (fig. 2-21)

L’affleurement se situe à la sortie de la ville au niveau de maisons troglodytiques. Il se répartit sur la biozone C VII. Les faciès présentés ressemblent cependant très fortement aux falaises de Meschers avec une succession de lumachelles à *Pycnodontes vesicularis*.

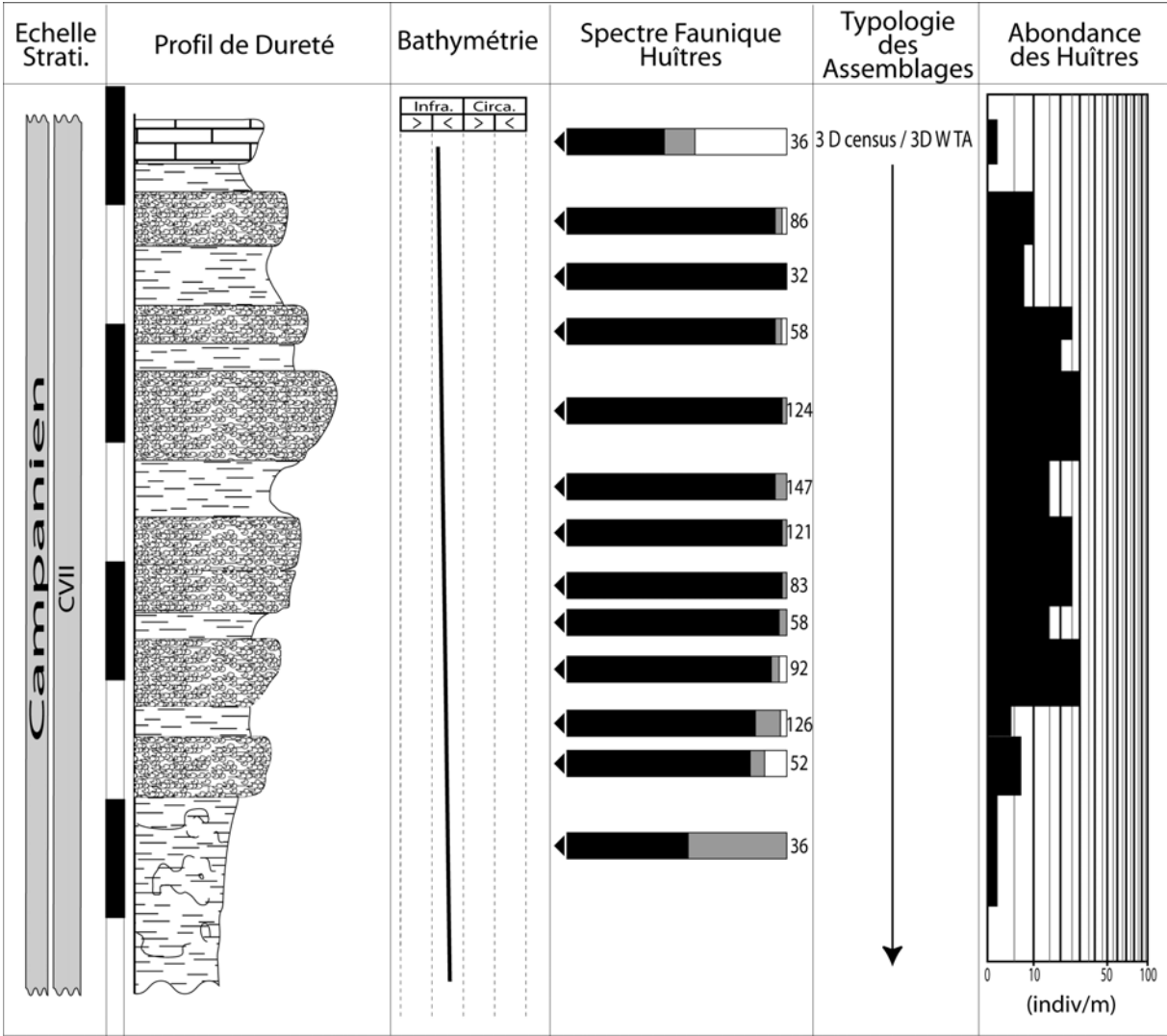


Figure 2-21 : Archiac

Cette coupe débute par une importante vire marneuse blanche très bioturbée. Les huîtres y sont présentes de manière discrète avec quelques *Ceratostreon pliciferum* et *Pycnodonte vesicularis*. Bien que l’on y rencontre encore de gros rudistes cette vire est considérée comme l’équivalent de la vire majeure des coupes campaniennes des falaises de la région de Meschers. Ce niveau possède une signature bathymétrique circalittoral supérieur comparable à ces dernières comme l’atteste la présence de l’échinide *Bolbaster* (Néraudeau et Villier, 1997).

Il s’en suit une série de sept lumachelles séparées par des intercalaires à peine moins riches en faune. La troisième et la quatrième s’enchaînent d’ailleurs directement pour constituer un double banc massif de plus d’un mètre d’épaisseur. La faune d’huîtres de cet ensemble de bancs est très peu diversifiée (seulement trois espèces) et est très fortement dominée par l’espèce *Pycnodonte vesicularis*. Aucun assemblage n’en contient moins de 83%. Il est donc très difficile de lire une quelconque cyclicité dans les proportions relatives

d'espèces. Les variations sont si faibles qu'elles pourraient très bien être dues à un biais d'échantillonnage.

La coupe d'Archiac est réellement surprenante : située à près de 50 Km des falaises de Meschers, elle montre une succession lithologique et surtout une organisation des lumachelles très similaire. S'agit-il d'une coïncidence ou faut-il envisager des « prairies » à pycnodontes s'étendant sur plusieurs milliers de kilomètres carrés ? Il semble alors important de rappeler que ces lumachelles ne sont pas synchrones de celle de Meschers (C VIII).

3.3 Le Mio-Pliocène andalou

3.3.1 *Paso de Almocaizar* (fig. 2-22)

L'affleurement de Paso de Almocaizar est le seul affleurement étudié où il est possible d'observer le contact entre la formation de Chozas (Völk, 1966) et le membre Azagador (Völk, 1966) (=« Calcaire à Algue ») appartenant à la formation de Turre.

La formation de Chauzas se présente sur la coupe comme un faciès de marnes bleues datées du Tortonien supérieur (Ott d'estevou et Montenat, 1990). Ce sont des dépôts très monotones à stratifications peu marquées. De nombreux cristaux de gypses néoformés se sont développés dans ces niveaux pélagiques très distaux où la faune est très peu présente. Près d'une douzaine de mètres de ces marnes sont affleurantes sur cette coupe de Paso de Almocaizar. Dans la partie inférieure de l'affleurement, il n'a été retrouvé que quelques brachiopodes et une dent de *Carcharodon*.

Dans la partie médiane (environ huit mètres avant le contact marne bleues/Calcaire à Algue, se développe un corps d'une vingtaine de centimètres de calcaire gréseux / micro-conglomératiques à algues à structure packstone, sans macrofaune. L'extension très réduite de ce banc (environ 4 mètres) suggère qu'il s'agit probablement d'un bloc glissé de la formation supérieure.

Les marnes sus-jacentes se chargent progressivement en débris coquilliers (*Pecten*, brachiopodes et *Neopycnodonte navicularis*) et en petites concrétions algaires. Cette faune est le premier indicateur de la tendance régressive de la série.

Dans un second temps, vient se développer un petit banc discontinu (~ 30 centimètres) de calcaire à algue. Ce court épisode préliminaire de calcaire à algue intervient près d'1 mètre avant la mise en place du membre Azagador. Ce banc se termine par un encroûtement de petites huîtres de type *Ostrea Lamellosa*.

Le contact entre les marnes et le calcaire à algue est très variable.

A l'ouest de l'affleurement, c'est un contact érosif tranché avec la migration d'une barre sableuse à micro-conglomératique. Ce corps d'une dizaine de mètres présente la même organisation d'obliques que les dunes de type IV (Reading, 1986) formées sous influence tidale alternant des périodes de courants dominants de forte intensité et des courants de retour médian à faible. La faune y est présente mais souvent très roulée ; pour les ostréidés, seule de grosses *Ostrea lamellosa* ont été rencontrées. Elles se localisent principalement à la surface des obliques majeures correspondant au courant dominant.

A l'est de l'affleurement, le contact est moins tranché. On observe un passage latéral entre un premier faciès marneux riche en bioclastes et un deuxième faciès plus caractéristique du Calcaire à Algues. La substitution du calcaire aux marnes s'effectue en 2-3 mètres après quelques « essais/erreurs ».

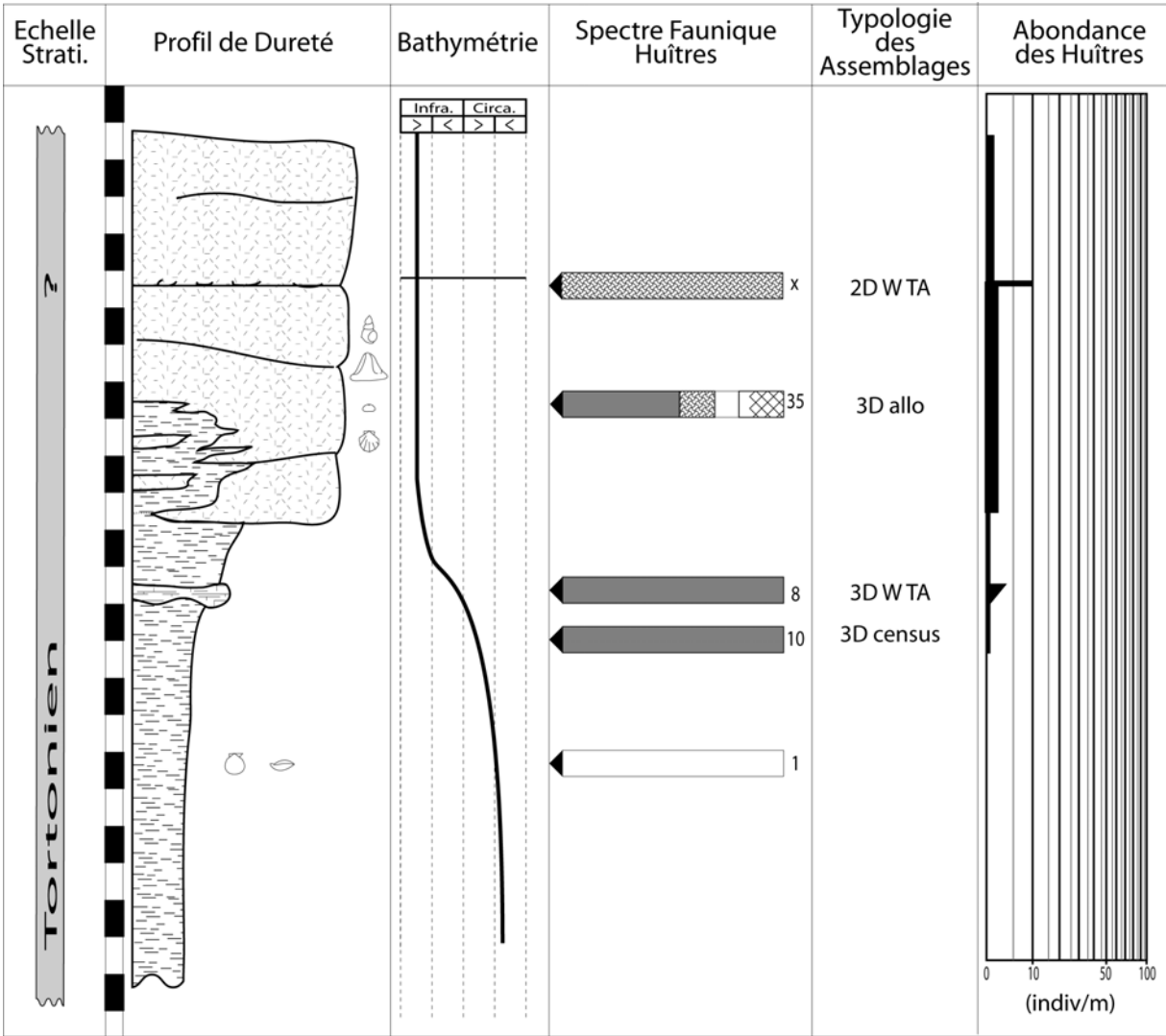


Figure 2-22 : Paso de Almocaizar (est)
(2°01'30"W ; 37°08'30"N)

Le Calcaire à Algues proprement dit est un calcaire bioclastique très mal classé et à structure grainstone à packstone. La couleur de cet ensemble est dominée par le jaune, mais cette couleur est plus atténuée à sa base. Des crachées détritiques plus ou moins grossières sont parfois observables mais aucune stratification franche n'apparaît. Ce calcaire se développe sur une trentaine de mètres bien qu'il soit ponctué de temps à autre par d'importantes discontinuités sédimentaires. Celles-ci sont souvent abondamment colonisées par des *Ostrea lamellosa* var. *boblayei*. Cette même espèce est également présente de manière plus sporadique au sein des corps sédimentaires mais plutôt dans la partie inférieure jaune clair de la coupe. A l'inverse une grande partie de la faune, tels que les échinides, se localise plutôt dans la partie supérieure jaune foncé. Chez ces derniers, peuvent être recensés par ordre d'abondance, des *Arbacina*, des *Psammechinus*, des *Schizechinus*, des *Brissus*, des *Psammechinus* et localement des *Clypeaster altus*.

La présence, au sein de cette unité, de corps sédimentaires tidaux, d'un faciès aussi grossier et surtout d'une faune d'échinides aussi particulière (Néraudeau *et al.*, 2001) caractérise un environnement proximal infralittoral supérieur très agité.

3.3.2 La Mela (fig. 2-23)

Cette coupe débute directement sur le socle métamorphique par des dépôts détritiques (section « a ») contenant en abondance l'échinide infralittoral supérieur (*sensu* Néraudeau *et al.*, (2001)), voire intertidal *Clypeaster altus* (Lacour, 1999), (Néraudeau *et al.*, 1999, 2001). Ces échinides sont associés à de grands pectinidés (Lacour *et al.*, 2002), ainsi qu'à de gros spécimens d'*O. lamellosa offreti*. La sédimentation terrigène massive qui marque ces niveaux témoigne de la proximité d'une source majeure d'apports de nutriments et de sédiments (un delta ?) pour cette faune constituée de formes géantes des différents groupes en présence (grands *Clypeaster*, grands pectinidés et grandes huîtres font tous plus de 10 centimètres de long ou de diamètre).

Vient ensuite un faciès coralligène (section « b »), riche en bryozoaires, en algues calcaires et en échinides réguliers *Arbacina* et *Psammechinus*. Ce milieu moins agité témoigne d'une légère augmentation de la bathymétrie dans l'infralittoral supérieur (*sensu* Néraudeau *et al.*, 2001). Un grand nombre de débris coquilliers sont présents au sein de ce faciès, mais aucune huître entière ou fragment d'huître identifiable n'y a été trouvé.

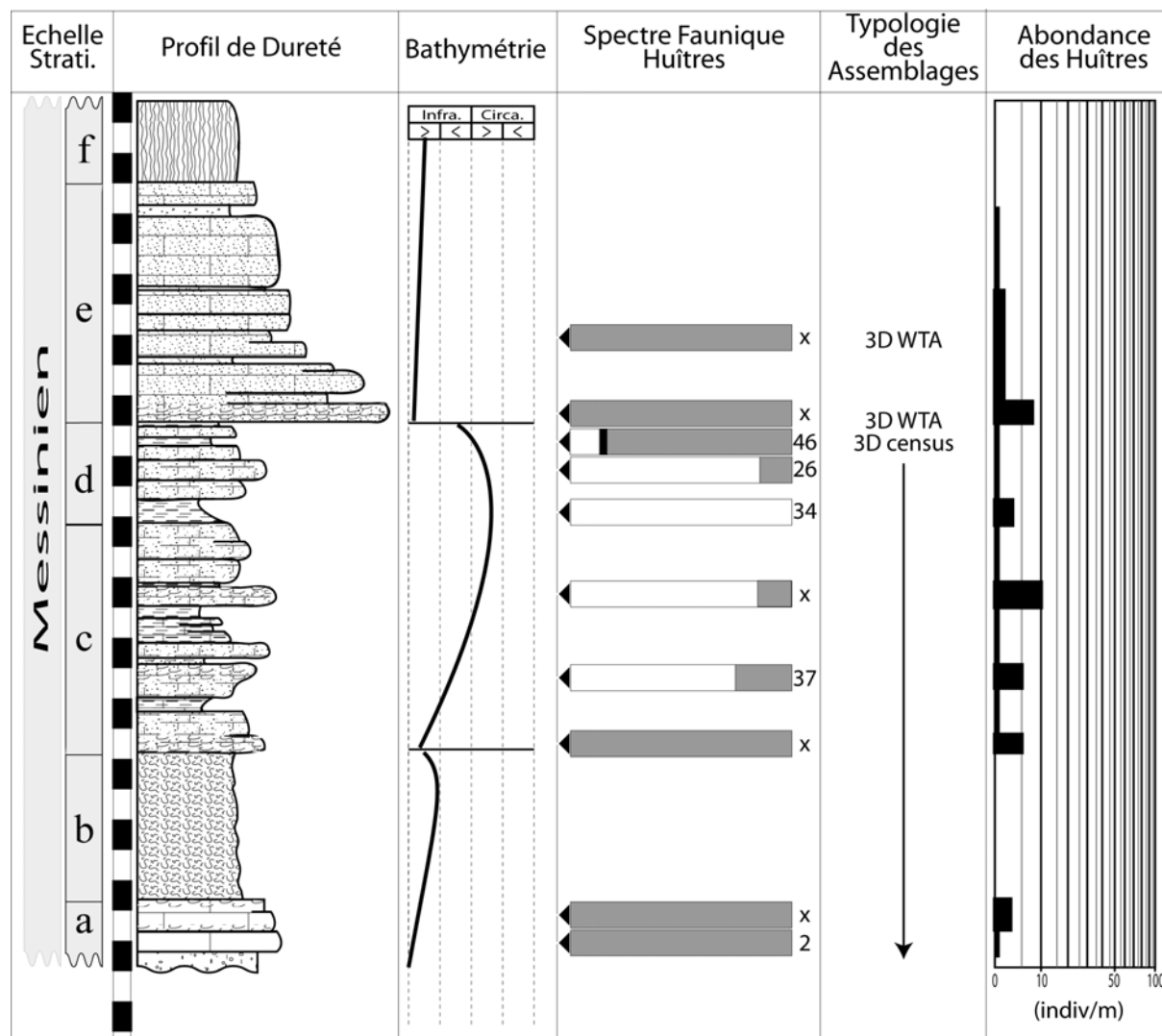


Figure 2-23 : La Mela
(2°06'05"W ; 37°10'00"N)

Ce faciès coralligène est clos par une première discontinuité surmontée par des faciès riches en huîtres (section « c »), marqués à leur base par le remplacement progressif de *O.*

lamellosa offreti par *N. navicularis*. Ces huîtres et les échinides qui y sont associés (Lacour, 1999) (Néraudeau *et al.*, 2001) accompagnent l'arrivée d'un important détritisme et le retour à un milieu légèrement plus proximal que les précédents. C'est le début d'un nouvel ennoiment, propice au développement des vasières infralittorales à spatanges (*Schizaster*) et ponctué à plusieurs reprises de lumachelles à petits pectinidés (Lacour *et al.*, 2002), brachiopodes et pycnodontes (*N. navicularis*). Ces lumachelles sont séparées par des lits centimétriques marno-silteux où ne subsistent que les *N. navicularis*. Ces baisses d'apport détritique peuvent être interprétées comme des éloignements de la source continentale, dus à de légers approfondissements cycliques. Cette portion de coupe est ainsi marquée par la persistance et l'expansion de *N. navicularis* dans des niveaux plus distaux, depuis l'infralittoral inférieur jusqu'au circalittoral (*sensu* Néraudeau *et al.*, 2001).

La tendance transgressive s'accroît avec le développement de faciès marneux (section « d ») riches en échinides cidaridés, où *N. navicularis* devient la seule Ostreacea présente. C'est le maximum d'inondation de la coupe de La Mela, avec une bathymétrie minimale de l'ordre de 50 mètres (Lacour, 1999) (Néraudeau *et al.*, 2001).

Cette première séquence est tronquée par une seconde dont la base est marquée par une série de barres détritiques à *O. lamellosa offreti* (section « e »). *N. navicularis* a disparu de ces substrats très grossiers et proximaux alors que *O. lamellosa offreti* y abonde. La crachée détritique annonce une importante baisse du niveau marin, effectuée à l'interface des sections « d » et « e » : la base de « e » est soulignée par une discordance qui met brutalement en contact les faciès sous-jacents profonds (à *N. navicularis*) avec des faciès infralittoraux peu profonds, comparables à ceux de la base de la coupe. La fin de la série est ensuite marquée par une légère augmentation de la tranche d'eau et une baisse du détritisme avec développement d'une colonie de *Porites*.

3.3.3 Los Lobos (fig. 2-24)

L'interprétation paléo-environnementale de cette coupe est globalement la même que celle décrite pour la coupe précédente, dans un cadre plus distal et plus dilaté.

La base de la coupe (section « a »), toujours transgressive sur le socle, y est très développée. Elle débute par des dépôts deltaïques silteux très micacés riches en crassats pluridécimétriques de *C. gryphoides* de taille moyenne (jusqu'à 10 centimètres), et, plus localement, en lentilles à cérithes. Dans les niveaux sus-jacents, il y a alternativement l'implantation de *O. lamellosa offreti* au sein de crachées micro-conglomératiques et l'implantation de *C. gryphoides* dans les faciès de sables moyens à grossiers. Comparativement aux crassats de la série deltaïque de base, les valves de *C. gryphoides* sont alors isolées, moins nombreuses et étalées dans un même lit sédimentologique, mais pouvant atteindre plus de trente centimètres. L'unité « a » se termine par le développement d'une triple barre carbonatée, gréseuse, riche en *C. altus* et en *O. lamellosa offreti*. L'environnement est alors devenu franchement marin, avec l'implantation des échinides irréguliers et des grands pectinidés, dans un contexte de type infralittoral supérieur (*sensu* Néraudeau *et al.*, 2001).

Comme à La Mela, des calcaires coralligènes à algues (section « b ») font suite à l'unité silto-sableuse précédente. La faune y est très riche, avec notamment l'association de petits pectinidés, de cirripèdes, d'astérides, d'échinides réguliers (*Arbacia*, *Psammechinus*, *Schizechinus* et *Cidaris*) et irréguliers (*Schizaster*, *Spatangus*) qui définissent un contexte infralittoral légèrement plus profond que ceux atteints dans les faciès à *Clypeaster* de l'unité « a » (Néraudeau *et al.*, 2001). Les seules huîtres présentes sont de rares *H. hyotis* de petite taille, interprétées comme *O. stentina* par Lacour (Lacour, 1999).

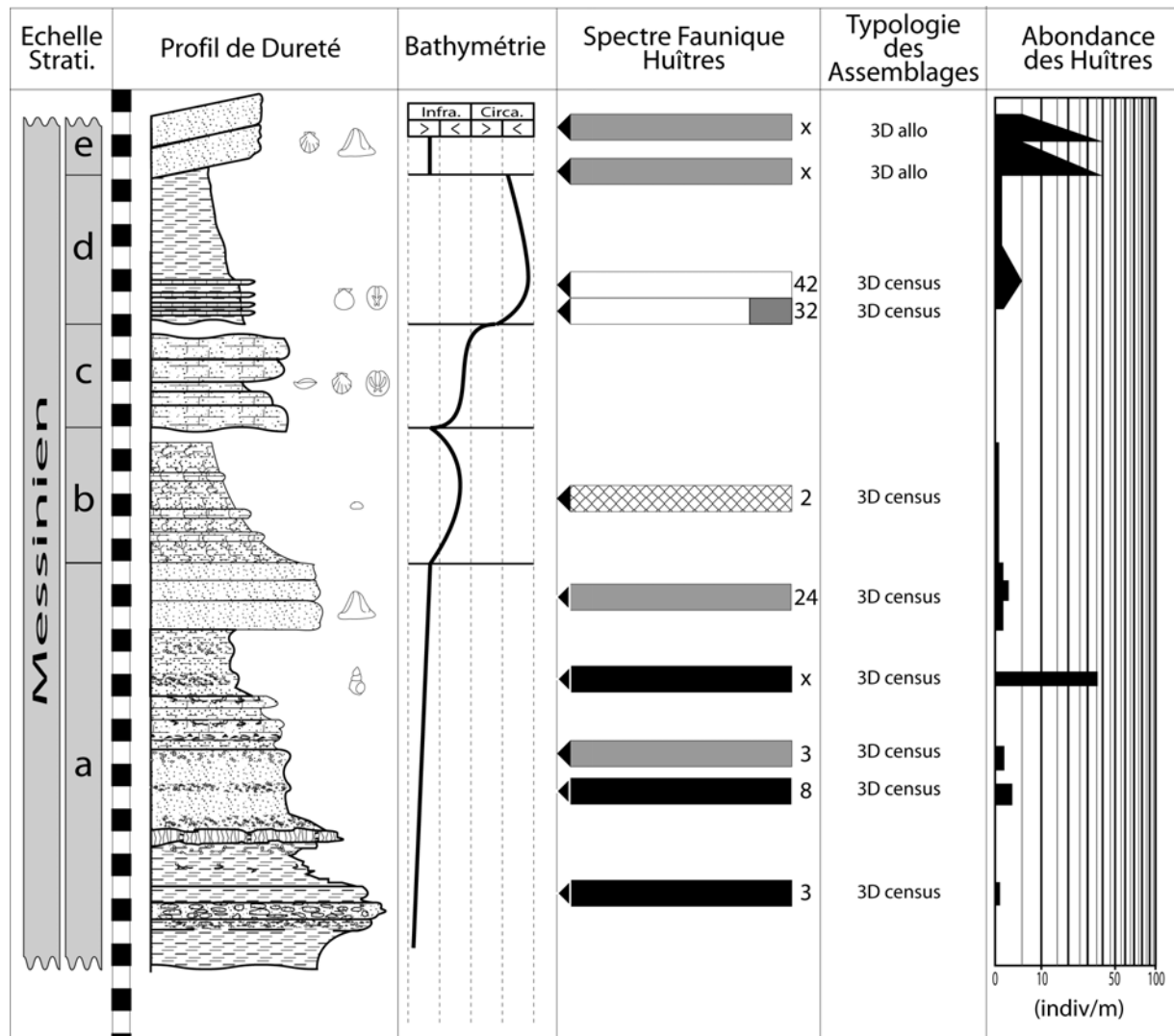


Figure 2-24 : Los Lobos
(2°05'40"W ; 37°09'55"N)

Par rapport à la coupe de La Mela, la suite de la coupe (section « c ») montre une dilatation des couches entre les deux affleurements. Les barres calcaréo-sableuses y sont composées d'une importante faune à térébratules et *Clypeaster*, mais sont dépourvues d'ostréidés.

Les faciès marneux sus-jacents (section « d ») sont dominés par la présence de bivalves distaux, tel que *Amussium cristatum*, des cidaridés et des spatanges *Schizaster* et *Brissopsis lyrifera* marquant également un environnement de type circalittoral (Lacour et Néraudeau, 2000). La microfaune de foraminifères indique cependant une légère baisse du niveau marin sur la partie finale. La seule huître, *N. navicularis*, représente près d'un tiers de cette association distale.

En sommet de coupe, une forte discordance angulaire (plus marquée qu'à La Mela) marque le début d'une seconde séquence (section « e »), amorcée par des dépôts détritiques grossiers infralittoraux supérieurs (*sensu* Néraudeau *et al.*, 2001). Ces faciès comportent une accumulation de *O. lamellosa offreti*, avec une lumachelle pouvant atteindre jusqu'à quelques décimètres d'épaisseur.

3.3.4 Cerro Mandras (fig. 2-25)

La partie basale de cette coupe (section « a ») consiste en une alternance de marnes sableuses tendres, de couleur beige ou gris bleuté, et de bancs légèrement plus indurés. L'association faunique y marque un environnement circalittoral à infralittoral inférieur (Conesa, 1997), (Néraudeau *et al.*, 2001) avec les échinides du genre *Brissopsis*, de grands foraminifères benthiques nodosariidés (Goubert *et al.*, 2001) (Lacour *et al.*, 2002) (Néraudeau *et al.*, 2001) et chez les bivalves la dominance de *Amussium*. En ce qui concerne les ostréidés, *N. navicularis* constitue la majorité de l'assemblage des niveaux les plus bas, associés à quelques petites *C. gryphoides*, les deux taxons étant indifféremment répartis dans les marnes et les niveaux plus indurés. Les niveaux suivants renferment toujours une association d'huîtres dominée par *N. navicularis*, mais contenant également *C. gryphoides* et *H. hyotis*.

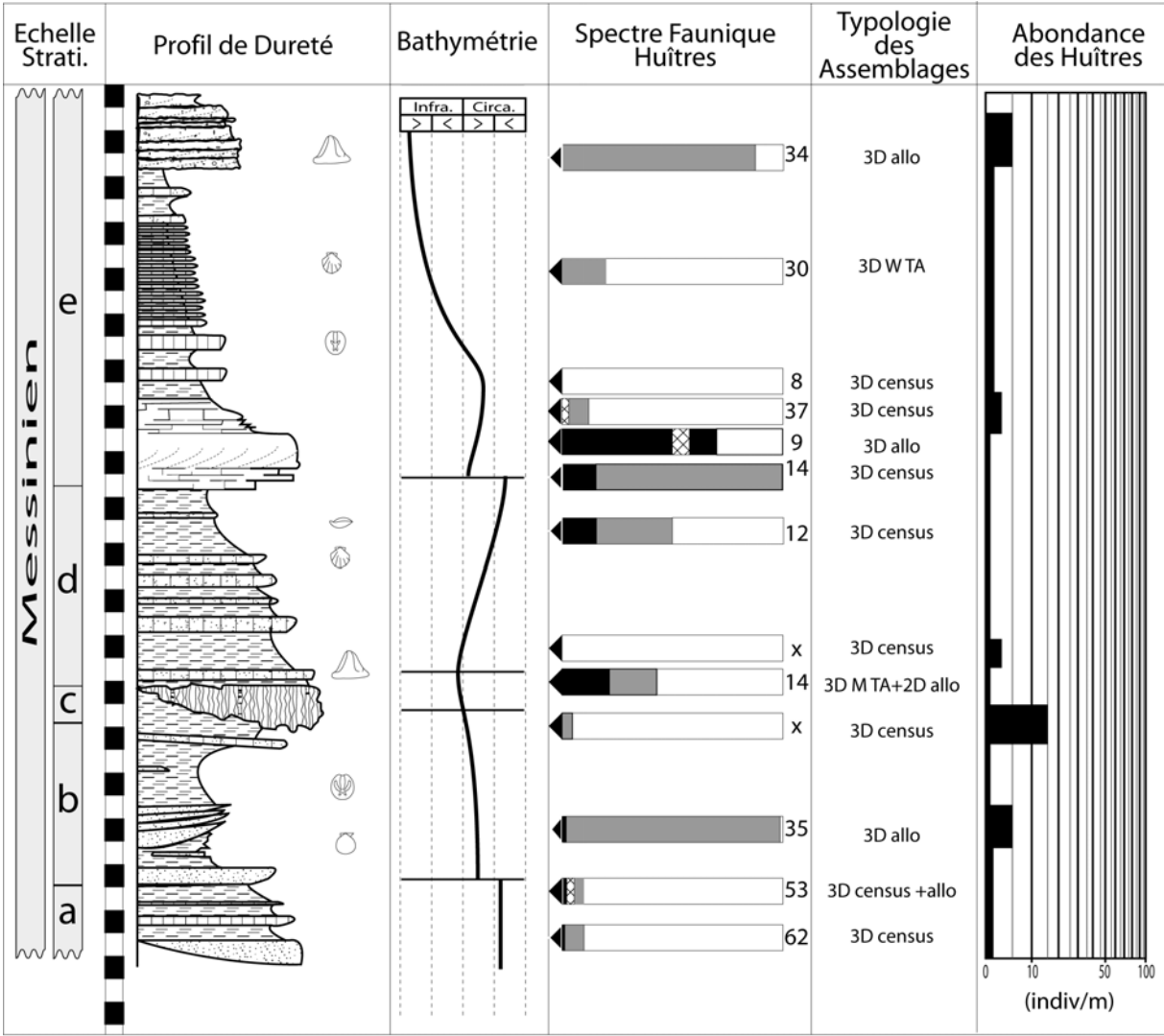


Figure 2-25 : Cerro Mandras
(2°06'25"W ; 37°09'55"N)

La suite de la coupe (section « b ») est constituée à sa base d'une série de bancs grésocarbonatés et enregistre une baisse du niveau marin. *O. lamellosa offreti* y est abondante et constitue la seule huître des niveaux grossiers, fixée au sommet des microconglomérats. Le sommet de cette séquence correspond à des marnes bleues et s'étend jusque sous les bioconstructions sus-jacentes (section « c »), avec une teneur croissante en carbonates dans les niveaux terminaux. Dans les marnes bleues, se trouvent d'abondantes lentilles à huîtres qui

ne contiennent que des *N. navicularis*. Dans les faciès marno-calcaires sur lesquels s'appuient les bioconstructions, *N. navicularis* est associé à *O. lamellosa offreti* et à *C. gryphoides*.

Des bioconstructions riches en *Porites* interrompent la série marno-sableuse (section « c ») en constituant un niveau carbonaté d'épaisseur très variable, de quelques décimètres à plus de deux mètres. Dans sa partie la plus dilatée, il s'agit d'une véritable construction récifale de deux à trois mètres de haut, dominée par les *Porites*, avec l'échinide *Psammarchinus*. Latéralement, ce même niveau s'amincit pour constituer un banc calcaréo-gréseux de quelques décimètres avec soit des petits amas de *Porites*, *in situ*, soit des débris de bioconstructions. Les dépôts périphériques autour des bio-constructions sont riches en faune benthique, notamment en mollusques et en échinides divers, dont des petits spécimens de *Clypeaster marginatus* et les *Schizaster sahelensis* qui signent un environnement de type infralittoral inférieur (*sensu* Néraudeau *et al.*, 2001), comme l'avait déjà suggéré Conesa (1997). Aucune huître n'a été récoltée au sein du faciès construit.

Au-dessus des *Porites* s'amorce une nouvelle pulsation transgressive (section « d »), marquée par l'abondance des échinides irréguliers *S. sahelensis*, *Spatangus purpureus* et *B. lyrifera* (Néraudeau *et al.*, 2001). La sédimentation est alors de plus en plus marno-sableuse ou marno-silteuse, le maximum de profondeur correspondant à l'abondance maximale de *N. navicularis* et *Brissopsis atlantica* qui témoignent d'un environnement circalittoral (*sensu* Néraudeau *et al.*, 2001).

La fin de la coupe (section « e ») du Cerro Mandras est marquée par l'enchaînement d'une courte séquence d'approfondissement et d'une séquence régressive plus dilatée. La base de la première séquence est très littorale avec d'abord un fin niveau de sables roux contenant de nombreux échinides spatanges de type *Echinocardium cordatum*. Ces sables passent ensuite de manière progressive et irrégulière à des calcaires gréseux très durs contenant toujours *Echinocardium*, mais s'enrichissant à leur sommet en d'autres échinides, notamment *S. sahelensis*, *S. purpureus* et *Schizechinus*. Les calcaires gréseux à échinides sont coiffés par des calcaires gréseux plus pauvres en faune qui montrent clairement des structures chenalisantes 3D. Celles-ci sont interprétées par Conesa (1997) comme significatives d'une embouchure deltaïque. Dans cette barre sédimentaire de très forte énergie, ont été charriés de nombreux galets centimétriques à décimétriques provenant du socle métamorphique (roches vertes, schistes à grenats notamment). Les huîtres y sont particulièrement abondantes, avec un grand nombre de *O. lamellosa offreti* et de *C. gryphoides*, tandis que les échinides (taxons du banc précédent) y sont rares et généralement fragmentés. Le milieu s'approfondit ensuite avec un contexte sédimentaire devenant de plus en plus fin, sous un détritisme et un hydrodynamisme de plus en plus faibles. L'approfondissement est marqué par le passage d'une faune d'huîtres à *Hyotissa*, *Crassostrea* et *Neopycnodonte* vers une association où la part de *N. navicularis* est de plus en plus importante. La fin de la coupe est composée de niveaux montrant un retour progressif de la sédimentation détritique (microconglomératique à conglomératique), de delta riche en *O. lamellosa offreti* et témoignant d'une importante régression (Conesa, 1997).

3.3.5 Ravin de Vereda (fig. 2-26)

L'analyse du Ravin de Vereda permet d'appréhender la distribution des huîtres sur la plate-forme carbonatée Nord à récif du Bassin de Sorbas. L'étude de cette plateforme réalisée par Conesa (1997) découpe cette dernière en trois parties :

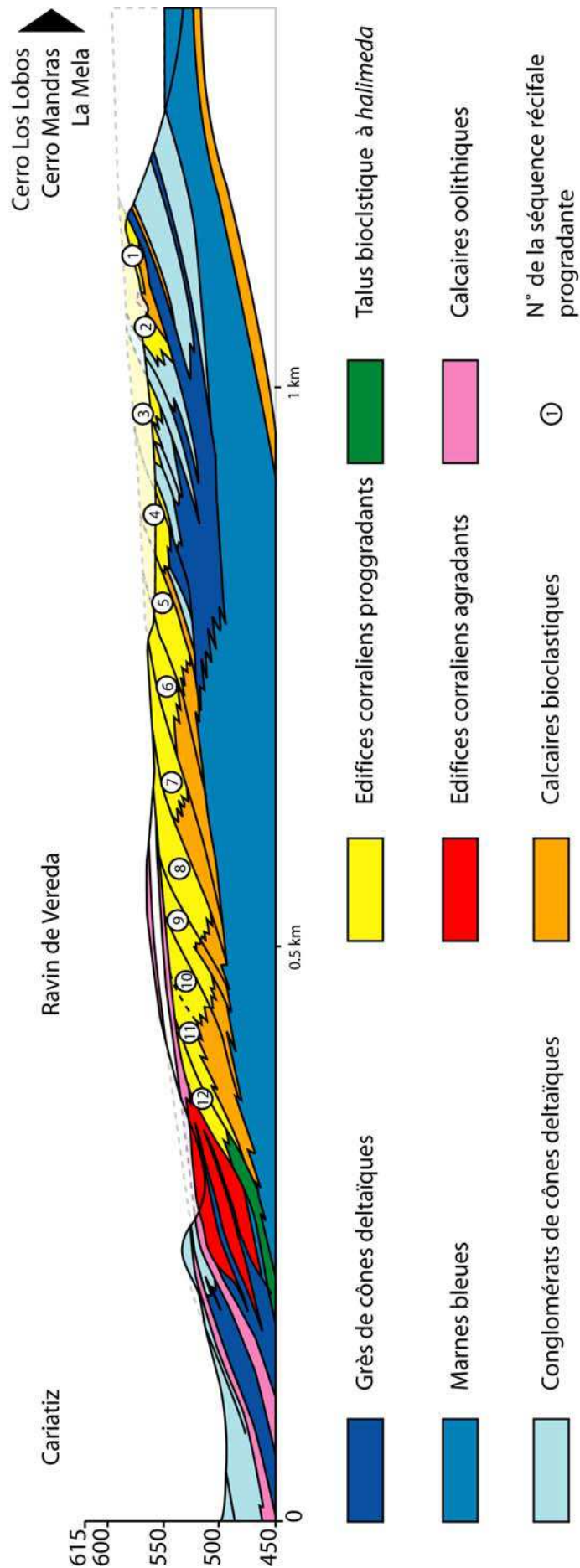


Figure 2-26 : Ravin de Vereda (Modifié, d'après Conesa, 1997)

(1) L'assise à marnes bleues du complexe récifal :

Ces marnes bleues peuvent être considérées comme l'équivalent des marnes basales de la coupe de las Mandras, elles mêmes probablement corrélables avec les marnes bleues sommitales des coupes de Los Lobos et La Mela. Leur puissance est beaucoup plus importante que sur les trois coupes précédemment citées, mais la présence de failles dans le ravin doublant les séries empêche toute estimation précise. Conesa (1997) a cependant évalué cet ensemble à une trentaine de mètres d'après une coupe en sortie de ravin. Ces marnes se présentent comme une masse bleue/grise très mal stratifiée dans laquelle viennent s'introduire de petits bancs (10-20 centimètres) plus carbonatés blancs à jaunes. Ces bancs sont continus sur une distance de quelques mètres à quelques dizaines de mètres. Certains bancs calcaires fins en plaquettes présentent quelques écailles de poissons lorsqu'ils sont débités. La faune de ces marnes est rare mais souvent bien préservée. De nombreux échinides (principalement des *Schizaster*) ont pu y être échantillonnés, ainsi que des *Neopycnodonte navicularis* (principalement dans les niveaux marneux) et quelques *Pina*. De manière plus anecdotique, il a été trouvé un plastron d'un *Calianacea* en connexion avec ses pinces, ce qui témoigne de la faible agitation de cet ensemble. La présence de *Schizaster* est caractéristique d'un environnement infralittoral inférieur. Cette unité se termine avec l'apparition de faciès détritiques sablo-gréseux.

(2) Le complexe récifal corallien progradant :

Le long de ce ravin, peuvent être identifiées douze édifices coralliens en progradation, comprenant, chacun à sa base, un talus sédimentaire constitué de dépôts détritiques érosifs sur les marnes sous-jacentes, et dans sa partie supérieure, un corps récifal bioconstruit.

Les quatre premiers édifices les plus proximaux présentent une assise détritique essentiellement silicoclastique conglomératique à sableuse. Ces corps lenticulaires atteignent des puissances totales de 20 à 35 mètres. Leur géométrie et leur organisation interne ont permis d'interpréter ces appareils comme des épanchements gravitaires au sein d'un cône deltaïque. La faune est pauvre et peu diversifiée. Conesa (1997) signale quelques gastéropodes, des pectinidés et des *Chama*. Pour les rares huîtres rencontrées, il a été possible d'identifier des *Ostrea lamellosa* cimentées sur des galets quartzeux (au sein même du conglomérat) et quelques formes libres de *Neopycnodonte navicularis*.

Les talus 5 à 11 sont à sédimentation mixte (bioclastique et silicoclastique). La faune est plus abondante et plus diversifiée que dans les corps précédents. Elle est composée de bivalves (*Venus*, *Cardium*, *Arca*, *Clamys*, *Modiolus*), de quelques gastéropodes et de corallinacées branchues. Aucune huître n'a été rencontrée.

Seul le dernier talus est entièrement bioclastique et constitué essentiellement d'*Halimeda*. Conesa (1997) signale que les parties basale et distale de cet ensemble sont caractérisées par un niveau riche en huîtres (*Neopycnodonte navicularis*). Celles-ci disparaissent par la suite pour laisser place à d'autres bivalves (*Venus*, *Modiolus*, *Chlamys* et *Chama*) et quelques gastéropodes.

La partie bioconstruite de ces complexes est un réseau massif et irrégulier de colonies digitées et lamellaires de *Porites*. Mis à part quelques échinides du genre *Psammechinus* les faunes associées y sont très rares, soit parce qu'elle n'y se sont jamais vraiment développées, soit parce que la météorisation qui affecte ces unités les a détruit.

(3) Le complexe oolitique à édifices coralliens et stromatolites :

Cette ensemble est assimilé à l'équivalent du « Terminal carbonate Complex » (Esteban, 1979). Sa présentation peut être résumée à trois ensembles :

- un premier ensemble détritique (4m) composé d'une alternance de bancs lenticulaires à passées gréseuses à conglomératiques ; ces corps sont érosifs sur les récifs progradants et sont dépourvus de faune ;
- sur la bordure de la plate-forme, se développent trois épisodes récifaux aggradants ; ces récifs sont séparés par des passées de grès et calcaires oolitiques ; aucune faune d'ostreïdés n'y a été trouvée ; la surface du troisième récif se termine encroûtée par un tapis stromatolitique discontinu de 5 à 15 centimètres d'épaisseur (Conesa, 1997) ;
- le dernier ensemble serait un faciès détritique, parfois encroûté par des corallinacés et des stromatolites ; les missions de terrain effectuées n'ont pas permis de le retrouver.

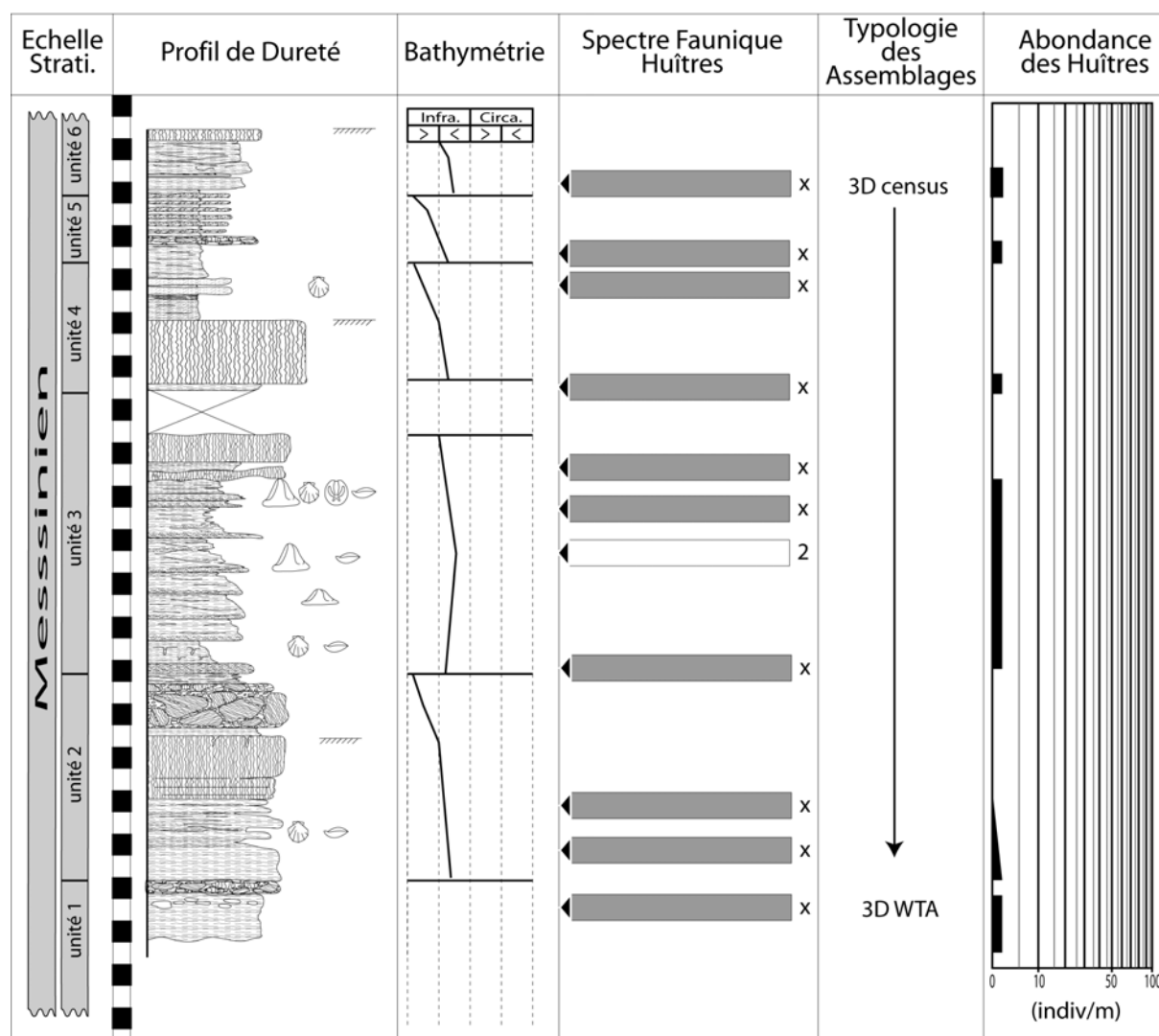


Figure 2-27 : Ravin de La Lava
(2°07'05"W ; 37°09'30"N)

3.3.6 Ravin de La Lava (fig. 2-27)

Le Ravin de La Lava est un deuxième transect de la plateforme, situé à environ 1,5 Km à l'ouest du Ravin de Vereda et à 1,5 Km au Nord de Moras. La section étudiée mesure entre 500 mètres et 1 Km de long et comporte une série de 6 unités bioconstruites progradantes. L'intérêt de cette coupe par rapport à celle du Ravin de Vereda est avant tout sa richesse en

faune et plus particulièrement en ostréidés. Deux coupes successives ont été nécessaires pour lever en détail ces unités. L'organisation de ces bioconstructions est assez proche de celle décrite par Conesa (1997) dans le Ravin de Vereda puisqu'elles sont aussi constituées d'un talus marno-sableux sur lequel viennent s'installer des corps bioconstruits de *Porites*.

L'unité 1 commence par un faciès silto-sableux assez pauvre en faune. Par la suite viennent se développer de nombreuses grosses huîtres (*Ostrea lamellosa*). Celles-ci forment de véritables nodules du fait de leur encroûtement tardif par un tapis algaire centimétrique. Sur cette première colonie d'huîtres s'installe un faciès bioclastique riche en débris de *Porites* provenant du démantèlement d'une colonie plus massive située en amont. Quelques *Clypeaster altus* se retrouvent accumulés en base de brèche récifale.

L'unité 2 s'amorce par une deuxième lumachelle à huîtres (*Ostrea lamellosa*) très bien préservées. Les individus, non jointifs mais abondants, s'appuient sur les restes du chaos de l'unité 1. L'abondance des huîtres se réduit progressivement jusqu'à l'apparition des premières implantations de *Porites* par petits bouquets digités. Une colonie massive d'1,5 mètre démarre enfin après trois courtes installations avortées. Sa surface présente de nombreuses perforations d'organismes et quelques *Clypeaster altus*. Cette séquence se termine recouverte par un faciès de démantèlement provenant de la partie amont du récif. Plusieurs blocs de *Porites* pluri-décimétriques s'y retrouvent amassés.

L'unité 3 débute une nouvelle fois par l'implantation d'*Ostrea lamellosa*. L'assemblage de coquilles n'est plus mono-spécifique, mais contient également quelques pectens et spondyles. Sa partie médiane, un faciès silto-sableux assez calme, présente des *Clypeaster marginatus* et de nombreuses térébratules. Dans la partie supérieure, un nouveau type d'association faunique se forme avec l'apparition de *Schizaster*, de térébratules, de pectens et, pour la première et unique fois sur ces coupes, des *Neopycnodonte navicularis*. Ce talus sédimentaire est le plus développé de la série (~ 5 mètres) et probablement le plus profond de la plateforme avec une association caractéristique d'un environnement infralittoral inférieur (dans le troisième quart supérieur du talus). Cette unité se termine par l'arrivée des *Porites*. Cette implantation se réalise en plusieurs temps : d'abord, un petit banc de *Porites* digités d'une dizaine de centimètres tente de se mettre en place mais avorte rapidement ; ensuite cette colonie est ennoyée par un petit banc silteux et rapidement colonisée par de petites *Ostrea lamellosa* ; finalement ce dernier banc devient l'assise d'une colonie métrique massive. Cette construction montre à sa base des figures de charge et de glissement soulignant son instabilité. Ce manque d'induration du banc silteux sous-jacent ainsi que l'absence de développement de gros individus d'*Ostrea lamellosa* témoignent de la rapidité d'enchaînement de ces deux tentatives d'implantation des *Porites*.

L'unité 4 est incomplète du fait des éboulis situés en base de coupe. Il est cependant possible d'observer que la grosse bioconstruction sommitale de cette séquence (~ 2 mètres) se développe sur une « semelle » de 50 centimètres d'*Ostrea lamellosa* bien préservées : toutes les classes de tailles sont conservées, du juvénile de quelques millimètres à l'adulte d'une quinzaine de centimètres.

L'unité 5 présente un talus classique, alternant silts et crachées bioclastiques. La faune rencontrée est assez homogène et composée de Pecten, de bivalves endobiontes, de quelques huîtres et de grosses serpules. L'ensemble bioconstruit n'est représentée que par sa partie latérale constituée d'une brèche à *Porites*. Cette brèche provient probablement (comme dans l'unité 1 et 2) du démantèlement d'une colonie plus massive située en amont (non visible).

L'unité 6 est très détritique et pauvre en faune. Comme dans les autres séquences, quelques *Ostrea lamellosa* viennent renforcer les assises de la construction à *Porites*. Ces dernières peinent à démarrer puisque les 80 premiers centimètres ne sont constitués que de petits bancs décimétriques de débris et petites colonies digitées.

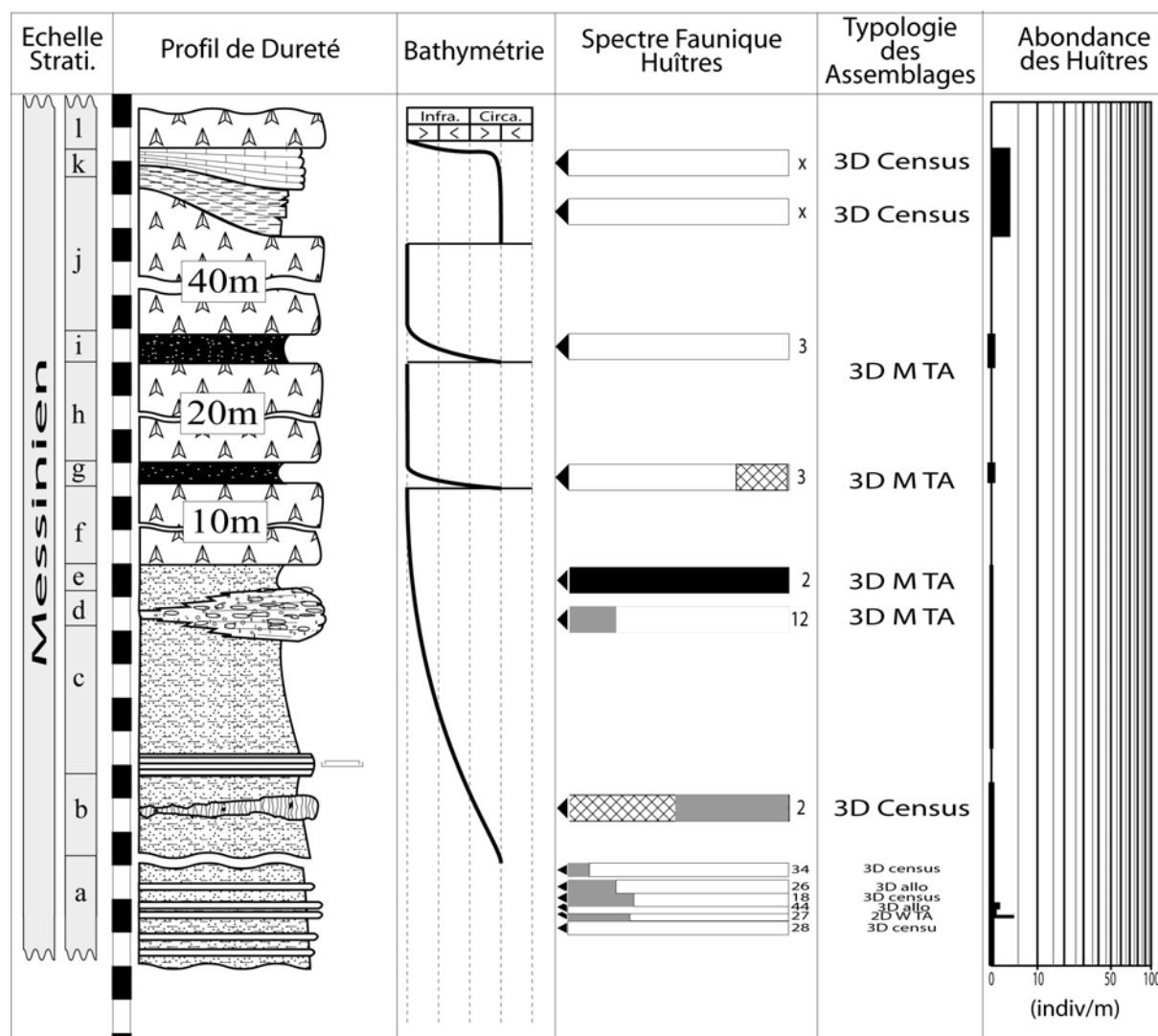


Figure 2-28 : Los Yesos
(2°18'10"W ; 37°04'50"N)

3.3.7 Los Yesos (fig. 2-28)

La base de cette coupe (section « a »), décrite par Goubert *et al.* (2001) et Néraudeau *et al.* (2001), correspond à un faciès marno-calcaire riche en échinides irréguliers *Brissopsis* gr. *atlantica* et *Aliaster insignis* (Lacour et Néraudeau, 2000 ; Néraudeau *et al.*, 2001), en crustacés décapodes (entiers) et en bivalves divers (Lacour *et al.*, 2002). Cette association d'échinide marque un environnement franchement circalittoral voire bathyal (Lacour et Néraudeau, 2000) (Néraudeau *et al.*, 2001). Ce premier ensemble lithologique, à dominante marneuse, est ponctué de cinq bancs de calcaires fins très durs, dont deux d'entre eux sont très peu espacés et constituent un double banc repère, séparé par un petit joint marneux (correspondant au prélèvement micropaléontologique « C » de Goubert *et al.*, (2001). Ce double banc est le niveau le plus riche en échinides spatangues et en bivalves non ostréidés. On y trouve aussi des gastéropodes (*Apporhais*, notamment), des débris de *Porites* et des pycnodontes isolés ou regroupés par amas de trois ou quatre spécimens. *N. navicularis*, assez

abondante, mais éparses dans les bancs, est la seule huître présente. Le double banc repose sur des marnes lumachelliques monospécifiques à *N. navicularis*, d'environ un décimètre d'épaisseur (situé juste au-dessus du prélèvement micropaléontologique « B » de Goubert *et al.*, 2001). Au-dessus du double banc, vient un nouveau niveau marneux à *N. navicularis*, puis un dernier petit banc calcaire contenant quelques bivalves, gastéropodes et échinides, notamment le spatange *Schizaster sahelensis* (Néraudeau *et al.*, 2001).

Dans l'épaisse formation marno-silteuse sus-jacente (section « b »), *N. navicularis* est toujours présente ainsi qu'une seconde huître, *O. lamellosa offreti*, limitée toutefois à quelques rares spécimens. Latéralement (~ 1 Km), se développe un réseau de chenaux conglomératiques à *Ostrea lamellosa offreti* et *N. navicularis*. Un état différentiel de préservation entre les deux taxons peut s'expliquer par un charriage sur une plus longue distance des *Ostrea lamellosa offreti*, au test épais mais fracturé et roulé, par rapport à *N. navicularis*, au test fin mais bien préservé. Le contexte semble encore relativement distal, mais avec un apport de faunes proximales par le biais de ce réseau de chenaux. La disparition de *N. navicularis* dans les niveaux marno-sableux suivants marque un tournant régressif plus drastique, quelques mètres avant la précipitation des gypses.

Au tiers supérieur de cette formation marno-silteuse, s'intercalent de nombreux blocs construits de *Porites*, souvent supramétriques, basculés et dégradés, apparaissant clairement pour certains d'entre eux comme des olistolithes injectés dans la série. Une faune à ostréidés (*H. hyotis*, *O. lamellosa offreti*) est associée à ces *Porites* qui précèdent le retour d'une sédimentation marno-silteuse (prélèvement micropaléontologique « D » de Goubert *et al.* (2001), marquée par la présence de rares *N. navicularis*. Vient ensuite une passée diatomitique métrique, riche en poissons marins du genre *Sardina* et en débris végétaux, qui amorce un nouvel ensemble marno-silteux à marno-sableux (section « c ») quasi-dépourvu de macrofaune et pauvre en microfaune (prélèvement micropaléontologique « E » de Goubert *et al.* (2001). Cette sédimentation silto-sableuse est interrompue par une barre conglomératique (section « d ») riche en débris de *O. lamellosa offreti* épaisses et de grande taille et de quelques *N. navicularis* plutôt bien préservées compte tenu de la finesse de leur test.

Les derniers sédiments silto-sableux pré-évaporitiques compris entre le conglomérat et le gypse deviennent rapidement totalement azoïques et criblés de cristallisations gypseuses filoniennes ou diffuses, à l'exception de leur extrême base qui livre pour unique faune quelques *C. gryphoides* très mal préservées.

Le premier épisode de gypses sélénites (10 mètres) est marqué par une transformation en alabastrite sur plus d'un mètre dans sa partie sommitale. Ce dépôt évaporitique est tronqué et érodé par un niveau de « sables » noirs riches en bivalves, notamment en pycnodontes, en *Pecten* et en spondyles. Certaines huîtres sont fragmentées et certains morceaux sont très arrondis (notamment le seul fragment identifié de *H. hyotis*). Une partie de cette faune a donc subi un transport significatif. Toutefois, d'autres individus de *N. navicularis* sont mieux préservés et agglutinés en petits crassats. L'abondance générale de la faune témoigne cependant d'un régime marin franc infralittoral inférieur. Cet intermède fossilifère est de courte durée puisqu'un deuxième épisode gypseux (20 mètres) vient se déposer.

Une nouvelle série de sables noirs, très semblable à la première surmonte ce niveau de gypse. Sur le plan sédimentologique et faunique elle appelle une interprétation paléoenvironnementale similaire. Toutefois, *N. navicularis* est la seule huître s.l. à y avoir été trouvée à ce jour, *H. hyotis* étant restreinte aux premiers sables (problème d'échantillonnage ?). Cet épisode marin franc de courte durée est suivi par un troisième épisode gypseux développé sur 40 mètres.

Une troisième et dernière intercalation fossilifère intra-gypse, riche en faune benthique circalittorale, notamment en *Brissopsis* gr. *lyrifera* et en *N. navicularis*, interrompt une nouvelle fois les dépôts évaporitiques avec une alternance de marnes et de calcaires. Les huîtres *s.l.* y sont extrêmement abondantes avec essentiellement *N. navicularis* tant dans les marnes que dans les calcaires et quelques rares *O. lamellosa offreti* dans les calcaires sommitaux. La faune benthique est variée et exceptionnellement bien préservée. Elle n'a pas subi de transport post-mortem significatif: les échinides sont souvent fossilisés avec des radioles en connexion sur le test (Lacour et Néraudeau, 2000), et les ostréidés ou d'autres mollusques bivalves sont souvent conservés avec les deux valves en connexion. Cette dernière intercalation intragypseuse (section « k ») témoigne d'une importante remise en eau du bassin. Le milieu de dépôt correspond vraisemblablement à des vasières à spatangues très calmes, sans accumulation coquillière liée à un jeu hydrodynamique. *N. navicularis* se développent largement sous forme de crassats et formant plusieurs lentilles lumachelliques. L'importante biomasse de ces huîtres témoigne de leur milieu optimal de développement. Il paraît difficile alors d'imaginer une profondeur inférieure à la cinquantaine de mètres, correspondant à l'étage circalittoral, pour ce dernier ré-ennoiement du bassin de Sorbas avant le dépôt des dernières évaporites (section « l »). Ces marnes et calcaires sont surmontés par un ultime niveau gypseux, de seulement deux à trois mètres d'épaisseur, lui-même érodé par des grès et calcaires gréseux fins, rougeâtres et azoïques, localement criblés par des perforations de lithophages.

3.3.8 Las Roderas (fig. 2-29)

La coupe pliocène de Las Roderas se localise dans le Bassin de Vera. Elle repose sur des niveaux marneux messiniens. Elle peut être divisée en deux grands ensembles. Le premier, appelé « Pliocène 1 » (Ott d'estevou *et al.*, 1990), est composé de dépôts carbonatés silto-gréseux marins et le deuxième, appelé « Pliocène 2 », est composé de faciès très terrigènes à influences continentales.

Les marnes basales méssiniennes sont visibles sur une dizaine de mètres (non représenté dans leur ensemble sur la fig. 2-29) pour une puissance totale estimée à environ 100 mètres. Ces marnes grises sont très monotones et dépourvues de stratification. Aucune faune n'a pu être observée par nous, mais Ott d'estevou *et al.* (1990) rapportent la présence de quelques rares *Amussium* et *Neopycnodonte navicularis*. Cette faune est caractéristique d'un environnement circalittoral très calme.

Sur ces marnes viennent s'installer quelques patchs récifaux à *Porites* en place ou glissés, témoignant d'une paléotopographie pentue. Ces récifs sont les derniers vestiges de la série messinienne. L'un de ces blocs montre qu'il a servi de support à l'implantation d'une petite colonie d'huîtres (*Ostrea lamellosa*) pendant quelques cohortes. Latéralement apparaît un premier lit coquillier remarquable, essentiellement composé de térébratules. Les huîtres ne s'y sont pas développées alors qu'elles semblaient cependant s'épanouir latéralement sur le substrat ferme à *Porites*.

Le début du Pliocène est marqué par l'installation d'une série silteuse très monotone d'environ 7 mètres n'ayant qu'un petit horizon de débris coquilliers possiblement produit par une tempête. Ce type de faciès silteux constitue la trame de toute la série « Pliocène 1 ». Il sera par la suite interrompu à plusieurs reprises par des bancs plus carbonatés bioclastiques riches en faune :

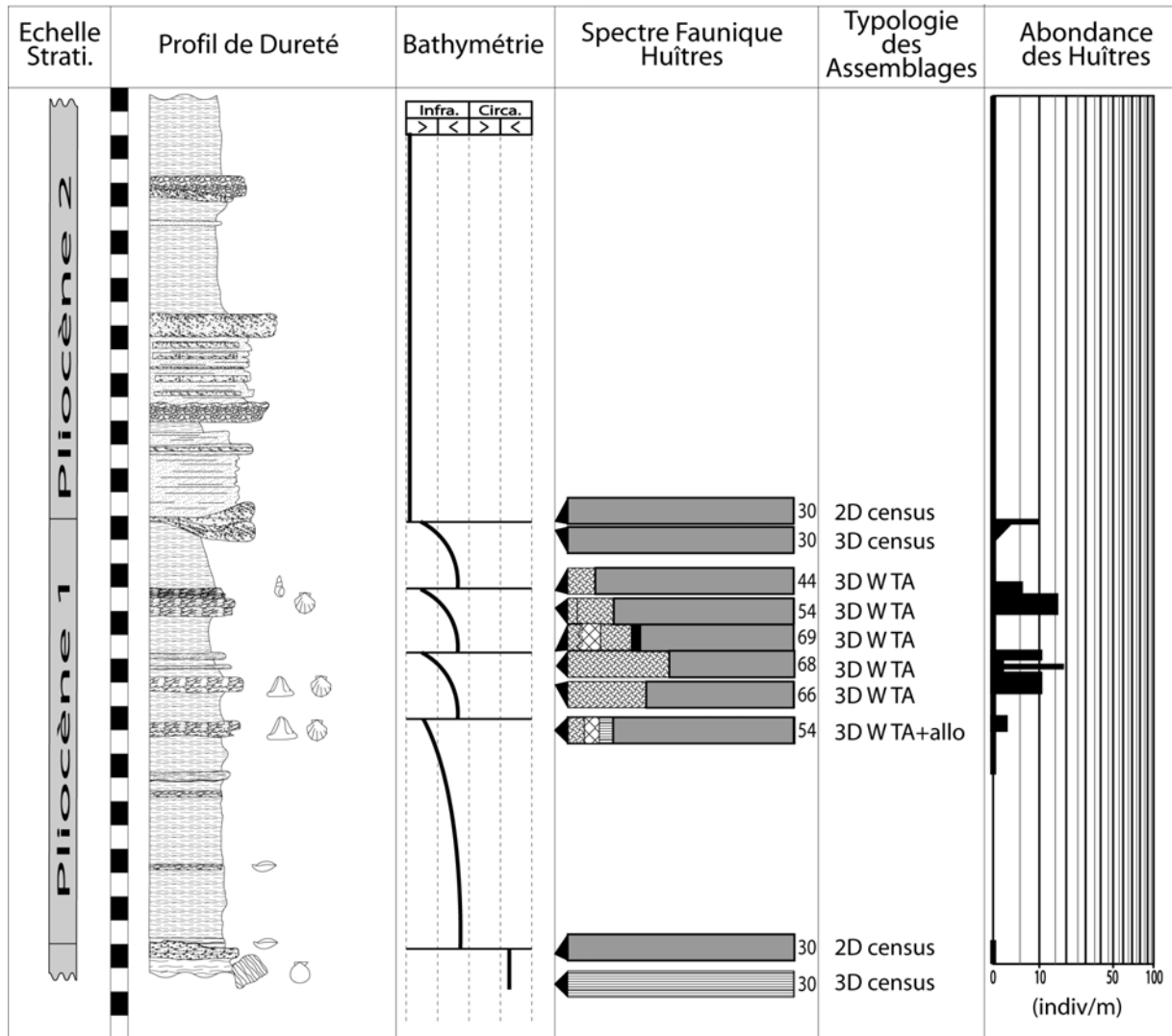


Figure 2-29 : Las Roderas
(1°56'30"W ; 37°14'30"N)

- le premier est composé principalement d'algues calcaires et de quelques bioclastes de bivalves indéterminables ;
- le deuxième est une lumachelle à *Pecten*, *Gigantopecten*, spondyle, huîtres et *Clypeaster altus* ; l'assemblage d'huîtres ne pourrait être plus diversifié puisqu'il rassemble toutes les espèces et variétés d'ostreïdés rencontrées dans le Pliocène de ce Bassin ; bien que l'abondante diversité de cette faune jette un discrédit sur l'autochtonie de toutes les espèces (en particulier des *Neopycnodonte* peu présentes et peu coutumières de ces environnements), elle indique un environnement infralittoral supérieur situé en proximité de formation récifale ; elle marquerait alors la fin d'un épisode régressif amorcé depuis le contact avec les marnes grises ;
- une série de lumachelles très riches en *Ostrea lamellosa lamellosa* et var. *boblayei* intervient brusquement après 2,5 m d'épisodes silteux quasi azoïques : trois bancs principaux sont identifiables mais la continuité latérale de chacun d'eux est variable : les deux bancs inférieurs se regroupent en un seul et perdent en densité de faune alors que le supérieur s'épaissit et se charge en rhodolites ;

- une deuxième série de trois à quatre bancs discontinus refait sont apparition ; si les *Ostrea* restent les mêmes (*O. lamellosa lamellosa* et var. *boblayei*), le reste de la faune est cependant très différent ; on trouve de nombreux gastéropodes (turritelles en base, *Conus* en sommet) ainsi que quelques panopées.

Dans les 6 mètres restant de silts jaunes terminant le « Pliocène 1 », il est possible de rencontrer quelques blocs allochtones dans lesquels sont emballées quelques petites *Ostrea*.

Le développement d'un important chenal gréseux vient marquer le début du Pliocène 2. C'est un corps massif de plus de 3 mètres de haut édifié en plusieurs épisodes. Quelques empreintes de faunes sont observables dans le banc inférieur (bivalves indéterminables), mais l'évènement important est la colonisation par de petites *Ostrea lamellosa* des surfaces d'arrêt de sédimentation (quand elles n'ont pas été ravinées...). Le reste de la coupe alterne des passées marno-silteuses, sablo-gréseuses et micro-conglomératiques à conglomératiques sans qu'aucun assemblage faunique ne soit identifiable. Seuls quelques fragments coquilliers d'huîtres indéterminables permettent de conclure qu'il s'agit bien encore d'un domaine marin.

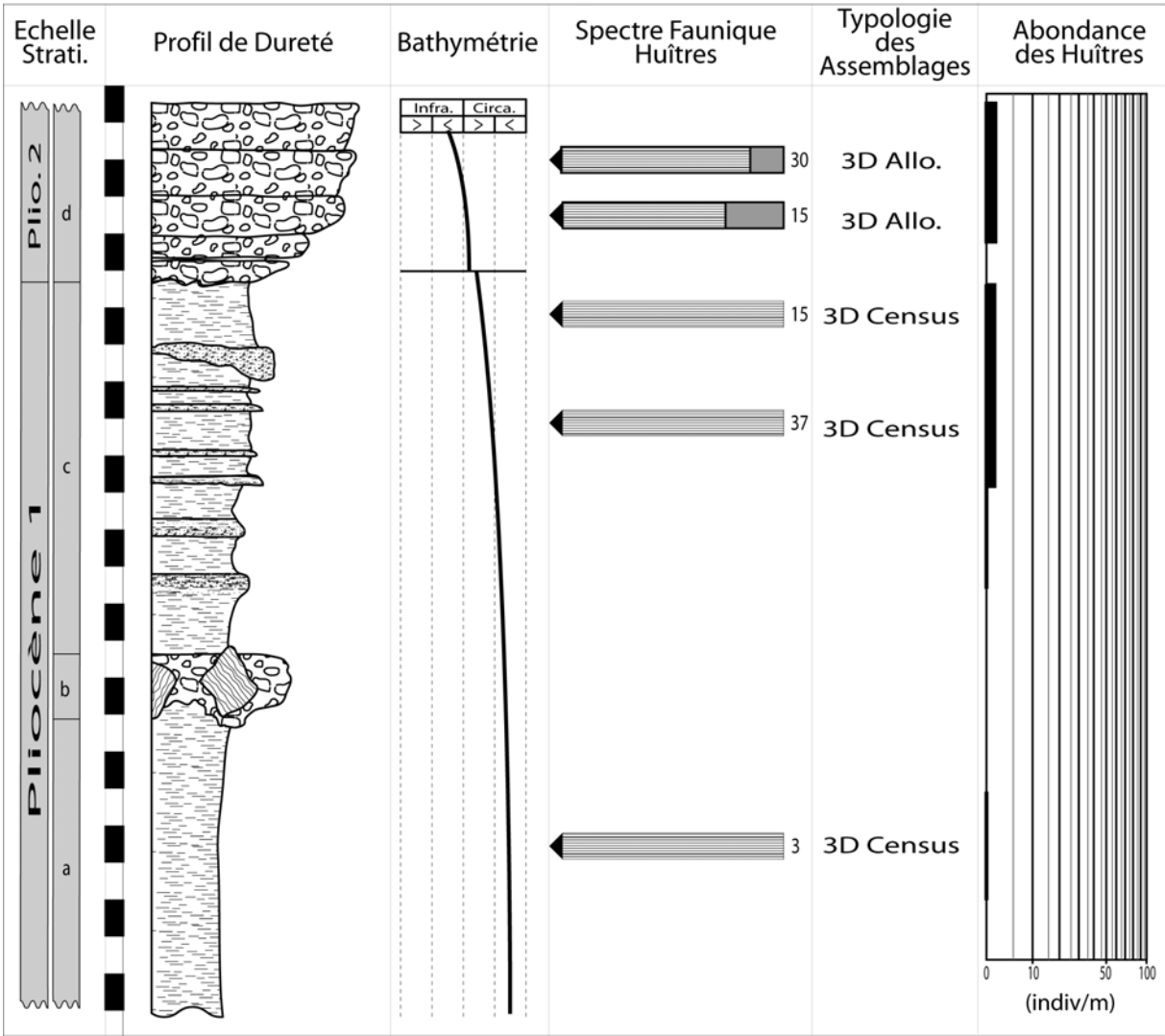


Figure 2-30 : El Pilarico
(1°54'30"W ; 37°12'45"N)

3.3.9 *El Pilarico* (fig. 2-30)

Cette deuxième coupe pliocène peut également être divisée en deux ensembles, l'un du Pliocène inférieur, l'autre du Pliocène supérieur / Pleistocène (Ott d'Estevou et al, 1990).

La première partie de l'affleurement est composée essentiellement à sa base de marnes grises assez monotones et très peu stratifiées telles celles observées à la base de la coupe de Las Roderas.

Elle est interrompue brutalement par l'irruption d'une crachée conglomératique contenant des blocs de près de 2 mètres de *Porites* massifs (b). Ce récif provient du démantèlement de la bordure de la plateforme messinienne perchée vraisemblablement non loin de là à cette époque.

Cet évènement marque le début de perturbations récurrentes, de crachées décimétriques gréseuses à microconglomératiques granoclassées (c). La faune est pauvre et essentiellement composée de *Neopycnodonte navicularis* et de *Pecten* de plus en plus fréquents vers le haut de la coupe. Les crachées détritiques, bien que composées essentiellement de petites dragées de quartz, contiennent également des fragments coquilliers d'huître ou de *Pecten*.

Une série conglomératique (f) vient par la suite raviner ces marnes distales. Elle est composée de bancs d'un à deux mètres de puissance qui sont continus sur plusieurs centaines de mètres. Volk (1966) a pu remarquer qu'ils s'organisaient en strates obliques granoclassées (la surface terminale comporte une forte composante gréso-silteuse). Leur orientation ainsi que la présence de galets imbriqués permet de définir un sens d'écoulement d'ouest en est. Ces dépôts peuvent être interprétés comme un pied de cône deltaïque au vu des faciès et du mélange de faunes qui s'y opère. Le conglomérat contient majoritairement des *N. cochlear*, du même type que celles trouvées dans les dépôts marneux calmes (bien que légèrement plus abîmées), mais présente aussi des *Ostrea lamellosa* libres ou fixées sur des galets qui sont souvent très mal préservées. Les coquilles robustes de *Ostrea lamellosa* sont donc moins bien conservées que les coquilles fines de *N. cochlear* ce qui sous-entend que les premières ont été charriées dans le conglomérat. Les *Ostrea lamellosa* sont donc ici des formes peu profondes qui se retrouvent sédimentées dans un environnement profond mais assez proximal.

Chapitre III

Typologie des assemblages d'ostréidés et interprétations paléoenvironnementales

Typologie des assemblages d'ostreïdés et interprétations paléoenvironnementales

1 Introduction

Les ostreïdés constituent, avec les pectinidés, l'un des rares groupes de lamellibranches dont la coquille possède un fort potentiel de fossilisation, sa nature calcitique autorisant une conservation autrement que sous forme de moule interne. De par leur qualité de préservation et leur abondance, les ostreïdés représentent ainsi l'un des éléments majeurs des fossiles marins benthiques, et par conséquent un support privilégié pour les analyses paléoenvironnementales des séries marines anciennes.

Jusqu'à présent, les huîtres *sensu lato* n'ont été véritablement étudiées à titre paléoécologique que lorsqu'elles constituaient des accumulations remarquables de type lumachelle, qu'il s'agisse des gryphées (Nori et Lathuilière, 2003) ou des nanogyres du Jurassique (Ziegler, 1969 ; Fürsich et Oschmann, 1986a,b), des pycnodontes ou des exogyres du Crétacé (Lefranc, 1983 ; Dhondt, 1984) ou des huîtres à cachet moderne du Miocène (Laurain, 1984 ; Freneix, 1988). Cependant, les ostreïdés ne se réduisent pas à ces simples accumulations. Ces organismes présentent une grande variété d'assemblages qui, dans un premier temps, seront discriminés et définis. Dans un second temps, se pose une question fondamentale préliminaire à toute utilisation des ostreïdés comme marqueurs paléoenvironnementaux : est-ce que la répartition des huîtres dans les séries sédimentaires se réalise de manière aléatoire, tant du point de vue de la nature des espèces que de la densité de leurs accumulations ?

2 Matériel et Méthodes

L'analyse de la distribution stratigraphique et paléoenvironnementale des ostreïdés ont été réalisées sur différentes coupes du Crétacé supérieur des Charentes et sur les assemblages du Néogène terminal andalou. Cette approche combinée a pu permettre d'aboutir à une classification commune des assemblages d'huîtres. Elle est basée sur des études de terrain détaillées où ont été menées à la fois une approche séquentielle des séries sédimentaires et une approche taphonomique des conditions de gisements des huîtres fossiles. La présentation des assemblages s'articule autour de trois critères fondamentaux :

- la morphologie de l'assemblage, à savoir la répartition géométrique des coquilles depuis, des coquilles isolées jusqu'à des accumulations plus ou moins denses sur un ou plusieurs lits coquilliers ;
- l'autochtonie des faunes : ce caractère souvent difficile à évaluer sera déterminé à partir de l'analyse de l'état d'usure et de fragmentation des coquilles, de la position d'implantation des coquilles dans le sédiment (position de vie, coquille basculée,...), des fréquences de taille au sein des populations ;
- l'enregistrement du temps dans ces assemblages : l'estimation du temps que représente chaque faciès à huîtres sera appréhendée par l'étude conjointe de l'âge relatif des spécimens (sclérochronologie), du nombre de générations associées dans un même niveau, de l'ampleur de la colonisation post-mortem des coquilles par les épizoaires (serpules, bryozoaires,...) et de leur bio-corrosion par les clones ; par ailleurs, la morphologie que présentent certaines

espèces peut être considérée comme indicatrice du taux d'induration du sédiment sur lequel elles étaient implantées et donc indirectement de la vitesse de sédimentation ou de l'interruption de la sédimentation.

2.1 La morphologie de l'assemblage

Puisque l'une des caractéristiques premières des ostréïdés est leur aptitude à pouvoir se cimenter sur des surfaces et ainsi constituer des assemblages uniquement dans un plan (significatif de discontinuité sédimentaire majeures ou locales), il paraissait important de tenir compte de cette spécificité dans la classification des assemblages proposée dans cette étude.

2.2 L'autochtonie des faunes

Pour savoir si un assemblage est constitué d'organismes autochtones ou non, il est nécessaire d'effectuer une étude à différentes échelles s'articulant autour de quatre disciplines principales : la paléobiologie au sens large, la taphonomie, la sédimentologie et la stratigraphie. Dans son étude sur les concentrations coquilliers, Kidwell (1991) dresse ainsi un récapitulatif quasi exhaustif des caractéristiques importantes servant à décrire de tels assemblages (fig. 3-1). Un très grand nombre de critères ont donc été utilisés pour caractériser les différents assemblages d'ostreïdés rencontrés.

Pourtant, quelle que soit la rigueur et l'exhaustivité des observations, il faut reconnaître qu'il reste toujours une part de subjectivité dans l'interprétation finale. La valeur même d'un paramètre est relative au type d'organisme que l'on étudie. Ainsi, la proportion d'individus désarticulés n'a pas la même signification si l'on étudie un assemblage d'huîtres ou de moules puisque ces deux types de bivalves n'ont pas le même ligament. Les indices récoltés aux travers des différentes méthodes ne vont donc pas toujours dans le même sens et peuvent parfois être contradictoires. On comprend alors pourquoi, dans la majorité des études paléontologiques, l'analyse de l'autochtonie est à peine évoquée ou tout simplement occultée.

Afin d'être le plus exhaustif possible, cette étude s'efforce d'utiliser la grande majorité des caractères propres aux quatre disciplines évoquées précédemment (fig. 3-1). L'interprétation de ces caractères a deux objectifs : la discrimination des assemblages composés d'organismes allochtones et l'estimation du temps que représente l'assemblage en question. Concernant l'étude du Cénomano-Turonien, une attention particulière a été apportée à l'analyse de la distribution des tailles dans les assemblages de *Rhynchostreon suborbiculatum*. L'analyse présentée ici pourrait cependant s'étendre plus largement à tous les assemblages fossiles rencontrés.

L'analyse des fréquences de taille des individus dans les assemblages fossiles, ou SFD (Size Frequency Distribution), est un outil aisé à mettre en oeuvre lorsque le matériel rencontré sur le terrain est très abondant, ce qui est le cas des exogyres cénomano-turonien des Charentes. Les SFD ont généralement été utilisées pour distinguer les assemblages fossiles transportés de ceux qui ne l'ont pas été (Cadée, 1982 ; Cummins *et al.*, 1986). Ce type d'approche a été réalisé à plusieurs reprises sur des mollusques bivalves, des brachiopodes ou des échinides (Boucot, 1953 ; Cadée, 1982 ; Cummins, 1986 ; Hallam, 1967,...). De manière théorique, la forme d'une SFD est contrôlée par l'échantillonnage, la qualité de préservation des assemblages et la dynamique des populations (Cadée, 1982 ; Néraudeau, 1991). Dans cette étude, l'échantillonnage ayant été le plus exhaustif possible, le premier paramètre est considéré comme négligeable par rapport aux deux autres. De plus, les exogyres fossiles se présentant dans la majeure partie des cas en bancs lumachelliques issus d'enfouissements rapides et catastrophiques (des « *census assemblages* » selon Cadée

(1982)), leurs assemblages ne sont souvent que peu ou pas affectés par la condensation et sont donc assez bien préservés, constitués d'individus issus d'un même paléoenvironnement biosédimentaire.

| | Critères | Echelle semiquantitative |
|-------------------|---|---|
| Paleobiologiques | Nombre d'espèces | Un.....Peu.....10.....100.....1000 |
| | Abondance relative | <div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px; margin-right: 10px;">Tous les individus appartiennent à une même espèce</div> <div style="flex-grow: 1; border-bottom: 1px solid black; position: relative;"> <div style="position: absolute; top: -10px; left: 0; right: 0;">}</div> </div> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px;">Chaque individu est une espèce</div> </div> |
| | Composition taxonomique | Groupe dominant |
| | Spectre écologique | Necton, plancton, benthos, mixtes; Endofaune, epifaune, mixtes; Organismes perforants de fond durci, ferme, mou, mixtes; Suspensivores, brouteurs, ..., mixtes |
| Taphonomiques | Age des organismes | Jeunes seulement.....Mixtes.....Adultes seulement |
| | Minéralogie d'origine | Aragonite...calcite...Mg.calcite...mixtes...silice...autres |
| | Minéralogie préservée | Origine-recristallisé-replacé- <div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px; margin-right: 10px;">moulages (simple, composite)</div> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px;">-géode</div> </div> |
| | Articulation | <div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px; margin-right: 10px;">Articulé..... <div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px;">Désarticulé mais fortement associé</div> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px;">Désarticulé et dissocié</div> </div> </div> </div> |
| | Tri granulométrique | Très bon..... <div style="display: flex; align-items: center;"> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px; margin-right: 10px;">moyennement bon à mauvais</div> <div style="border-left: 1px solid black; padding-left: 5px;">.....très mauvais.....bimodal</div> </div> |
| | Forme préservée | En partie seulement.....classé.....non classé |
| | Fragmentation | Toutes certaines toutes entières cassées. fragmentées |
| | Abrasion | Non érodées érodées très érodées ou polies |
| | Roulage | Angulaire.....subangulaire.....rond.....très rond |
| | Modification biologique (perforation, encroûtement...) | Aucune.....mineure.....abondante |
| | Orientation | Toutes en mixte toutes position de vie désorientées |
| | - En plan | Orientation très préférentielle variable (unimodal-bimodal) |
| | - En section | Orientation très préférentielle variable (concordant, oblique,) |
| Sédimentologiques | Granulométrie | Argile.....silt.....sables.....gravier.....galet.....bloc |
| | Structure et matrice | Micrite/mustone..wackstone..packstone..grainstone |
| | Abondance relative des coquilles (% vol.) | 100%.....0% |
| | Densité des coquilles | Forte densité.....faible densité.....dispersées |
| | Structures sédimentaires associées | Position relative des coquille et du granoclasement ; element de concrétions; disposées sur des surfaces remarquables (limites de bancs, obliques...); au sein d'un banc massif ;... |
| Stratigraphiques | Echelle absolue | mm.....cm.....dm.....m.....10 m.....100 m |
| | - Epaisseur | cm.....10 000 km |
| | - Extension latérale | |
| | Géométrie | Dans un banc.....une lentille.....en bouquet |
| | Organisation interne et variations latérales | Homogène....gradient....microstratigraphie complexe |
| | Type de contacts (basal, sommital et latéral) | Tranché.....interstratifié.....graduel |
| | Position dans la séquence | Base ou sommet de séquence; transgressif ou regressif; HST, LST |
| | Association avec des surfaces remarquables | Discordance local ou régional; FS, MFS, downlap, transit, toplap |

Figure 3-1 : Principales caractéristiques des dépôts coquilliers (Kidwell, 1991)

Finalement, la dynamique des populations semble avoir été le principal facteur à avoir gouverné la distribution des fréquences de taille. Elle est régie par trois processus : le recrutement, le taux de croissance et le taux de mortalité. En ce qui concerne le recrutement, dans les accumulations d'exogyres de type « *census assemblage* » qui constituent l'essentiel des faciès à huîtres du Cénomanien des Charentes, les cohortes ont été fossilisées à un instant « *t* » de leur développement et la moyenne des tailles est ainsi bien différente de celle attendue d'une population gaussienne. Quant aux taux de croissance et de mortalité, ils peuvent être considérés comme deux variables jouant simultanément (fig. 3-2).

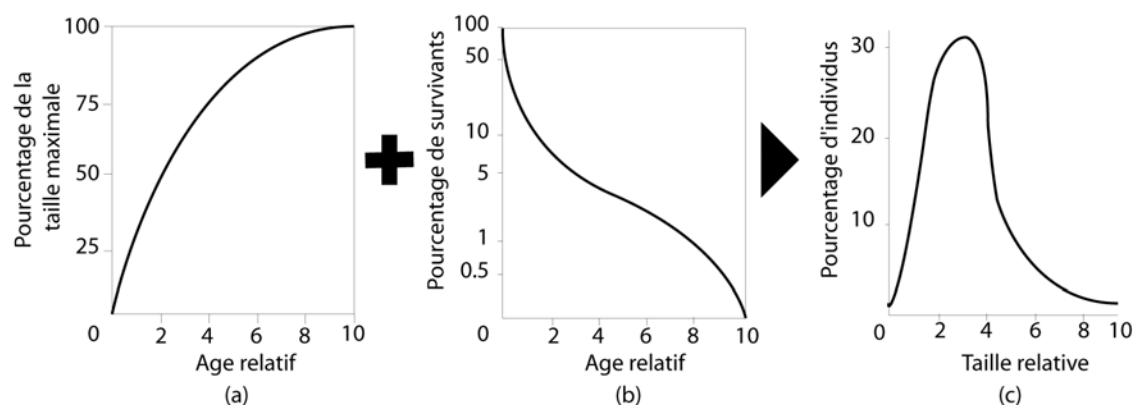


Figure 3-2 : Modèles théoriques de courbes (a) de croissance, (b) de mortalité et (c) SFD (modifiée, d'après Hallam, 1967)

Si Levington et Bambach (1970) ont montré que l'on pouvait modéliser de manière simple la croissance des mollusques par une relation logarithmique (fig. 3-2a), l'estimation du taux de mortalité est plus aléatoire car sujette à un grand nombre de variations. Par analogie à de nombreux cas actuels, ce taux est plus fort pour les jeunes que pour les adultes (fig. 3-2b). Il en résulte alors une distribution « *in situ post-mortem* » de la taille des individus qui est dite positivement dissymétrique (fig. 3-2c, 3-3a). Toute courbe qui viendrait à s'écarter de ce genre de distribution est à considérer comme « suspecte » sur le plan démographique ou taphonomique. Une gaussienne négative (fig. 3-3d) signifierait soit une mortalité plus importante pour les adultes que pour les juvéniles (chose improbable chez ce genre d'organisme), soit un déficit en fossiles juvéniles dans l'assemblage. On invoque classiquement dans ce cas un problème de fossilisation sélective, un remaniement des coquilles les plus légères ou encore un acte de prédation. Quoi qu'il en soit, ce genre d'assemblage est à écarter des analyses paléoécologiques et phylogénétiques banc par banc, puisqu'il a subi des aléas taphonomiques (ex: assemblages figurés en noir sur la figure 3-4).

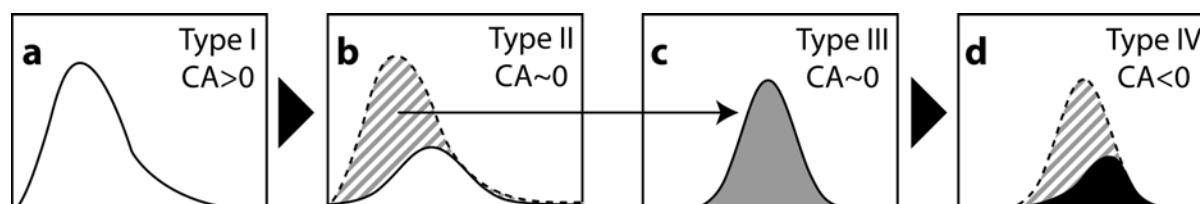


Figure 3-3 : Genèse et évolution des différents type d'assemblages.
CA=Coefficient d'Asymétrie.

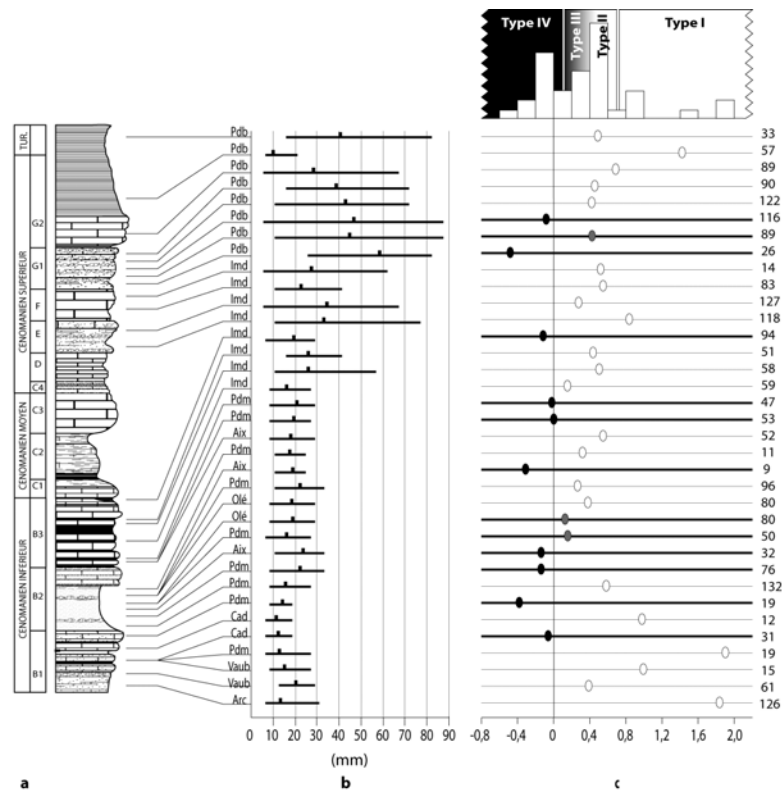


Figure 3-4 : Caractéristique des populations de *R. suborbiculatum* dans le Cénomano-Turonien charentais.

a) Coupe synthétique du Cénomano-Turonien charentais (Arc=Archingeay ; Cad=Fouras-Cadoret ; Vaub=Fouras-Vaubant ; Aix=Ile d'Aix ; Pdm=Falaise de Piedemont ; Olé=Plage de Chaucre (Ile d'Oléron) ; Mdm=Ile Madame ; Pdb=Falaise de Port-des Barques).

b) Distribution des tailles des individus (minimum, moyenne et maximum) dans les différents assemblages.

c) Variation des coefficients d'asymétrie des SFD. Les assemblages considérés comme allochtones sont pointés en noir (type IV) et en gris (type III) et les autochtones en blanc (types II et I).

Il en est de même des gaussiennes symétriques (fig. 3-3b, c) qui résultent pour la plupart de tris courantologiques fig. 3-3c) (ex: assemblages figurés en grisé sur la figure 3-4). Grâce à un test statistique descriptif simple, tel que la mesure du coefficient d'asymétrie, il est possible de rendre compte du type de distribution qu'ont pu adopter les assemblages fossiles. Ce paramètre indique le degré d'asymétrie d'une distribution par rapport à sa moyenne. L'équation de dissymétrie se définit comme suit :

$$\frac{n}{(n-1)(n-2)} \sum \binom{x_i - \bar{x}}{s} \quad (1)$$

Cette étude statistique a été effectuée sur les 35 populations du Cénomanien avec pour paramètre de référence la hauteur de coquille. Le relevé direct et systématique de ces hauteurs à l'affleurement sur le terrain a permis d'obtenir un très grand nombre de mesures garantissant une distribution des tailles de population fidèle à la réalité (toutes les coquilles n'auraient pu être dégagées sans être détruites).

La série cénomaniennne des Charentes est marquée au Cénomanien moyen par le développement de faciès récifaux ou péri-récifaux à rudistes et stromatopores dans lesquels les exogyres sont rares, voire absentes. Par conséquent, la perception des variations de SFD que l'on peut observer dans les populations de *R. suborbiculatum* est amputée d'une part d'informations non négligeables. Des comparaisons ne peuvent donc être faites qu'entre les populations de *R. suborbiculatum* du Cénomanien inférieur (unités B1 à B3) et celles du

Cénomaniens supérieurs (C4 à G2) et du Turonien inférieur. Sur cette base, les variations de la distribution des SFD, représentées en figure 3-4, sont fortes et organisées en deux grands ensembles: les deux premiers tiers de la série cénomaniens ne livrent que des *R. suborbiculatum* de taille petite ou moyenne, alors que le dernier tiers et le passage au Turonien inférieur sont essentiellement caractérisés par des exogyres de grande, voire de très grande taille.

Malgré le fait que les individus de taille inférieure à 5 mm ne soient quasiment jamais préservés et que ceux compris entre 5 et 10 mm restent rares (inexistant dans 14 populations sur 36), les variations du coefficient d'asymétrie de la distribution des tailles, représentées en figure 3-4, s'échelonnent de -0,48 à 1,89 et présentent trois caractéristiques remarquables:

- les valeurs des coefficients d'asymétrie sont globalement positives et très élevées (type I, fig. 3-4c); cela témoigne de la bonne qualité de préservation des assemblages (Boucot, 1953 ; Cadée, 1982 ; Cummins, 1986 ; Hallam, 1967), malgré l'absence des juvéniles les plus petits dans plusieurs niveaux; la structure démographique de la population d'origine est conservée (fig. 3-3a) ;
- les valeurs du coefficient d'asymétrie sont quasi nulles et centrées autour de 0,5 (types II et III, figs 3-4c); elles résultent soit d'assemblages autochtones ayant subi, *in situ*, de fortes pertes dans les coquilles de petites tailles, par vannage et/ou par dissolution préférentielle (Type II, fig. 3-3b), soit d'assemblages dans lesquels une catégorie de taille a été sélectionnée puis transportée par les courants avant d'être redéposée en contexte allochtone (Boucot, 1953 ; Cadée, 1982 ; Cummins, 1986 ; Hallam, 1967) (type III, fig. 3-3c) ;
- les valeurs des coefficients sont regroupées autour d'une valeur négative (-0.2) (type VI, fig. 3-4c); cela témoigne d'assemblages allochtones de type III ayant subi dans une étape ultérieure une perte des plus petites coquilles restantes, notamment par dissolution (fig. 3-3d).

Seuls les assemblages de type I et II peuvent être pris en compte pour les analyses futures (paléoenvironnementales, phylogénétiques, stratigraphiques...) alors que les assemblages de type III et IV doivent être exclus. Cependant, la figure 3-4 révèle que les assemblages considérés comme allochtones ou/et condensés (en grisé sur la fig. 3-4) ont des caractéristiques qui diffèrent peu de celles des populations considérées comme autochtones et non condensées.

2.3 L'enregistrement du temps dans les assemblages : la condensation et l'amalgame temporel

La question de l'enregistrement du temps dans une unité bio-sédimentaire nécessite de discuter deux concepts majeurs qui sont la condensation et l'amalgame temporel. Ils se retrouvent souvent associés voire confondus mais ils ne répondent cependant pas à la même définition. Il paraît important de les définir pour pouvoir correctement appréhender les divers assemblages rencontrés sur le terrain.

2.3.1 Condensation

Le terme de condensation s'utilise lorsque le ratio [(temps de dépôt)/(épaisseur de sédiment)] est important. Cette notion repose sur le libre arbitre de chacun si l'on s'en réfère à la définition de Jenkins (1971) : «A condensed sequence is defined as a bed that is

considerably reduced in thickness relative to another of equal age». Le terme de condensation est alors utilisé à trois échelles d'observations.

- (1) Tout d'abord, la condensation peut être décelée au niveau d'un plan. Les assemblages d'ostreïdés les colonisant seront appelés « structures 2D ». Ces surfaces condensées peuvent être considérées comme le summum de la condensation puisqu'elles résultent d'un taux de sédimentation nul. Ces surfaces condensées sont fréquemment assimilées à des discontinuités sédimentaires et sont utilisées pour découper le remplissage sédimentaire en unités discrètes. Plusieurs exemples seront commentés dans ce chapitre car les huîtres en tant qu'organismes encroûtants ont la particularité de pouvoir coloniser ce type de surface et d'être parmi les seuls témoins de ces hiatus sédimentaires.
- (2) En second lieu, une condensation moins prononcée conduit à la création de bancs en 3 dimensions (« structure 3D »). Ces bancs se distinguent par une série de caractères généraux tels que la présence d'oxyde métallique (fer, manganèse, ...), de nodules (carbonatés, phosphatés, ...), d'une augmentation croissante de la bioturbation et surtout une concentration de plus en plus importante d'organismes au sein du banc. Les huîtres, compte tenu de leur ubiquité et de leur abondance récurrente au sein des coupes, peuvent servir de bons référentiels dans l'estimation de cette condensation. Il est en effet fréquent de retrouver pour de mêmes espèces et pour des conditions environnementales semblables, une grande disparité entre les densités de populations. Il paraît néanmoins important de ne pas conclure trop hâtivement car comme le signalait Kidwell (1991), concentration ne signifie pas obligatoirement condensation : les bioconstructions à ostreïdés ne peuvent être considérées comme des environnements condensés.
- (3) De nombreux articles relatent également des condensations à l'échelle d'une série sédimentaire (Courville et Collin, 2002 ; Jenkyns, 1971 ; ...). Elles sont le produit composite d'une juxtaposition de discontinuités (2D) et de corps sédimentaires (3D). Cette échelle d'observation n'est donc pas discutée dans ce chapitre.

La condensation des assemblages est reconnue pour affecter la géométrie des unités et la morphologie des organismes qui les composent (Kondo *et al.* (1998) ; Kidwell, 1985 ; 1986 ...). Les assemblages d'huîtres ne seraient déroger à cette règle et les exemples présentés tenteront de mettre en évidence leurs principales caractéristiques à ces deux échelles d'observations.

2.3.2 L'amalgame temporel ou «Time-averaging»

La notion d'amalgame temporel ou « Time-averaging » fut introduite par Walker et Bambach (1971). Elle caractérise un « fossil assemblage... that accumulate from the [local] live community during the time required to deposit the containing sediment ». Par extension, ce terme définit les assemblages constitués d'organismes non contemporains. Les processus responsables de tels mélanges méritent alors d'être explicités afin d'anticiper sur l'importance de l'amalgame temporel susceptible d'affecter un assemblage. Selon Fürsich et Aberhan (1990), les facteurs responsables de l'amalgame temporel peuvent être classés dans trois catégories.

- (1) **Facteurs sédimentologiques** : cette vaste catégorie regroupe plusieurs phénomènes tel que l'hydrodynamisme du milieu et le taux de sédimentation. Si le premier est facilement décelable par la présence de figures sédimentaires (rides 2D, 3D, stratifications croisées, HCS, SCS,...). le deuxième est plus difficile à appréhender.

Son action sur un éventuel amalgame temporel est en effet beaucoup plus indirecte. Un environnement condensé ne crée pas d'amalgame temporel mais catalyse l'action d'un autre agent. Plus cette condensation est importante plus l'épaisseur de sédiment remanié représente un large période de temps. C'est donc là la principale source de confusion entre condensation et amalgame temporel. Il paraît alors important de bien s'attacher à différencier les deux paramètres au cours des analyses car les niveaux condensés ne sont pas systématiquement affectés par un amalgame temporel et réciproquement.

- (2) **Facteurs biologiques** : les bioturbations sont également souvent associées à d'importants remaniements. Ce paramètre est bien souvent sous estimé. Le premier organisme à induire d'importantes modifications est d'ailleurs probablement le paléontologue qui mélange inconsciemment différentes tranches de sédiments lors de son échantillonnage.
- (3) **Facteurs diagenétiques** : les processus diagenétiques sont souvent peu efficaces et leur action est indirecte. La dissolution différentielle des organismes et la compaction du sédiment encaissant amènent le rapprochement de différentes tranches de temps. Tout comme la condensation, cette compaction catalysera l'action d'agents responsables des amalgames temporels.

Ces facteurs peuvent amener à qualifier différents assemblages par une nomenclature formalisée par Kidwell et Bosence (1991). L'importance et surtout l'incidence d'un amalgame temporel sur les interprétations environnementales sont graduelles. Ces qualificatifs servant de trame à la présentation de nos différents types d'assemblages d'ostreïdés. Trois termes principaux servent à qualifier les assemblages issus de communautés locales victime d'un amalgame temporel :

- **les « census assemblage »** ; ce terme introduit par Hallam (1972) fut redéfini par Kidwell (2001) et Kidwell et Bosence (1991) ; il regroupe les assemblages issus d'une même communauté d'origine ; ces unités biosédimentaires représentent des histoires de très courtes durées de l'ordre de la journée à la dizaine d'années (Kidwell, 1997) ; l'enfouissement est rapide et l'amalgame temporel qui les affecte est minimal voir nul ; ce type d'assemblage est considéré comme rare dans le répertoire fossile (Néraudeau, 1991) constituent plus de 50% des assemblages étudiés ;
- **les « within habitat time averaged »** ; ce terme fut originalement défini par Walker et Bambach (1971) ; il peut être aussi approximativement traduit en français par l'expression « assemblages victimes d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat » ; cet amalgame temporel local peut différer de plusieurs ordres de grandeurs ; il peut être faible avec le simple remaniement de deux cohortes successives ou fort dans le cas d'assemblages distaux aux conditions environnementales stables sur plusieurs millions d'années ;
- **les « multi habitat time averaged »** ou « Environmentally condensed assemblages » (Fürsich, 1975) ; ils peuvent être aussi approximativement traduits en français par l'expression « assemblages victimes d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents » ; l'amplitude de l'amalgame temporel est directement liée à la fréquence des changements environnementaux ; plus ces variations seront rapprochées, plus des

amalgames temporels pourront être susceptibles de produire ces types d'assemblage

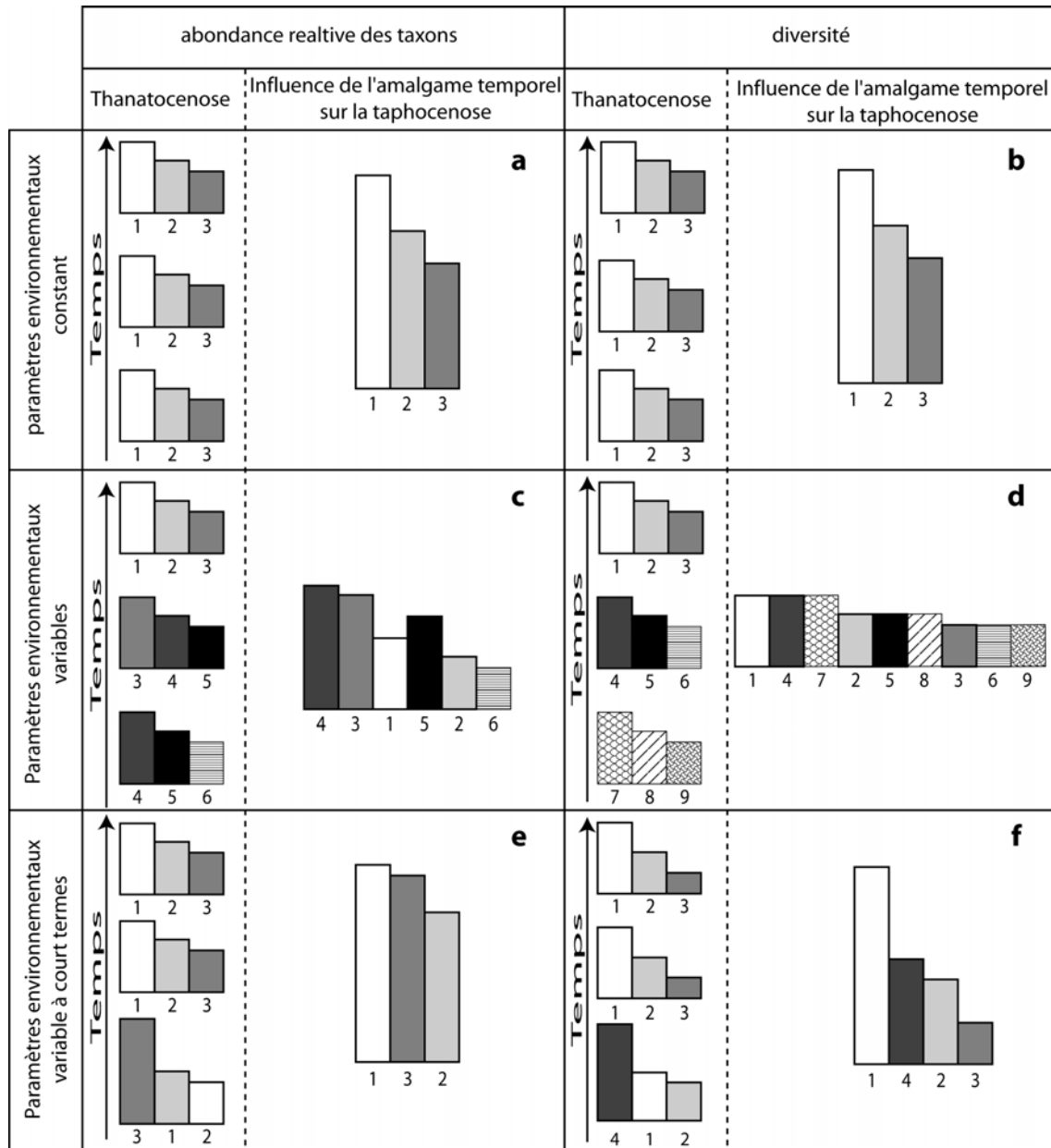


Figure 3-5 : Influence de l'amalgame temporel sur l'abondance relative des taxons et la diversité des taphocénoses.

Au final, les structures des populations originales ne sont préservées que lorsque les paramètres environnementaux sont restés constants (cas **a** et **b**). Lorsque les paramètres environnementaux sont variables, la structure de la taphocénose composite qui en résulte n'a plus aucune signification (cas **c** et **d**). Même lorsque les paramètres environnementaux changent durant un court instant, la taphocénose composite qui en résulte peut être profondément affectée par l'arrivée d'une espèce opportuniste (cas **e** et **f**).
(d'après Fürsich & Aberhan, 1990)

L'identification de ces différents types d'assemblages est primordiale puisque l'amalgame temporel induit d'importants biais sur les assemblages finaux. Fürsich et Aberhan (1990) ont ainsi signalé l'impact que peuvent avoir ces amalgames temporels sur les reconstitutions paléoenvironnementales. Ils démontrent ainsi le caractère obsolète de nombreux paramètres fréquemment utilisés dans ce type d'étude (fig. 3-5), tels que :

- **l'abondance absolue et relative des taxons** : d'après les cas théoriques présentés, ils ont pu mettre en évidence que seuls les environnements stables peuvent être reconstitués sans ambiguïté par le biais de ce paramètre ; un milieu légèrement instable peut être sujet à l'implantation soudaine d'une espèce opportuniste qui viendrait au final biaiser l'assemblage d'origine et à terme les conclusions paléo-écologiques ;
- **la diversité des taxons** : le même type de raisonnement peut également faire réfléchir sur l'utilisation de la diversité dans les reconstitutions environnementales ; l'amalgame temporel induit une surestimation de la véritable diversité de la thanathocénose d'origine.

3 Typologie des assemblages

Lors de la définition de chacun des cas théoriques d'assemblages, il paraissait important de dresser la liste des caractères propres de ces assemblages pour que cette classification puisse avant tout devenir fonctionnel. Ces discussions traitent majoritairement de trois thèmes principaux :

- les avantages et limites de leur utilisation lors de reconstitutions paléoenvironnementales ;
- l'occurrence des différents types d'assemblages au travers des coupes étudiées ;
- les caractéristiques générales de chacun d'eux tel que l'ampleur de la condensation et de amalgame temporel qui les affecte.

Chacun de cas théoriques est ensuite illustré par deux exemples. Le premier est issu des séries crétacées de Charente-Maritime et le deuxième des séries du Néogène andalou. Ces séries particulièrement fossilifères renferment d'importantes faunes d'huîtres tout au long des coupes.

3.1 Assemblages 3D

3.1.1 Assemblages 3D de faunes autochtones

Les huîtres adoptent en premier lieu des structures 3D (en banc) très communes que l'on retrouve également chez tous les autres bivalves classiques. Ces structures peuvent être classées de la manière suivante :

3.1.1.1 3D Census assemblages

3.1.1.1.1 Définition et propriétés (fig. 3-6)

Ce type d'assemblage correspond à tous les corps sédimentaires en 3 dimensions qui contiennent une faune d'ostreïdés considérée comme « census » (*sensu* Hallam, 1972). Ces assemblages **ne sont affectés d'aucun remaniement et donc d'aucun amalgame temporel**. La condensation affectant ces bancs est généralement réduite mais n'est pas nécessairement nulle. Cependant, plus cette condensation est importante, plus les informations paléoenvironnementales seront difficiles à « extraire ». Il sera en effet important de ne pas introduire d'amalgame temporel dans l'échantillonnage des différentes lignes-temps composant cette unité.


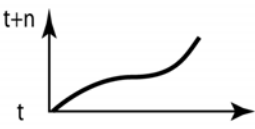
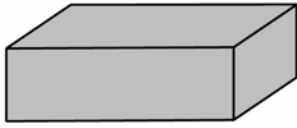
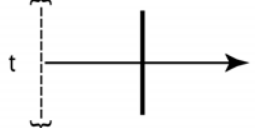
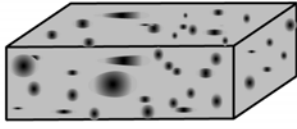
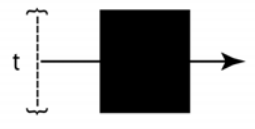
| | Structures 3D | Interprétations environnementales |
|--|---|---|
| census assemblages |  |  |
| within habitat time averaged assemblages |  |  |
| multi habitat time averaged assemblages |  |  |

Figure 3-6 : Morphologies et enregistrements environnementaux des assemblages 3 D autochtones.

"Census assemblages" : L'évolution graduelle de la morphologie du banc et des espèces qu'il contient permet de conclure sur l'évolution des conditions environnementales au cours du temps.

"Within habitat time averaged assemblages" : l'amalgame temporel de faunes semblables issues d'environnements invariants permet d'attribuer des conditions environnementales très précises à une fourchette de temps indifférenciée et souvent mal définie.

"Multi habitat time averaged assemblages" : l'amalgame temporel de faunes différentes issues d'environnements fluctuants ne permet pas de conclure précisément, ni sur l'évolution des conditions environnementales (d'après les données paléocéologiques des organismes), ni sur la tranche de temps affectée par un tel remaniement.

Ces assemblages ne sont en effet pas nécessairement homogènes. Cette particularité propre à ce type d'assemblage est très intéressante puisqu'elle **permet ainsi d'assimiler la hauteur du banc comme un axe du temps**. Chacun des plans situés sur cet axe représente un environnement particulier à un instant « t » (« snapshot » *sensu* Kidwell, 1997). Il est ainsi possible de suivre l'évolution des conditions paléoenvironnementales, paléobiocénose après paléobiocénose. Ces assemblages peuvent donc être **considérés comme les indicateurs paléocéologiques les plus complets, puisqu'ils permettent de suivre la dynamique et les relais d'espèces et des populations**.

L'enregistrement continu de ces environnements est cependant souvent très réduit. La majorité des assemblages rencontrés ne sont d'ailleurs que de simples assemblages homogènes significatifs d'un simple environnement. Ils ne représentent alors qu'un laps de temps très court de l'ordre de la journée à une dizaine d'année (Kidwell, 1997 ; Kidwell et Bosence 1991).

Ce type d'assemblage n'est cependant pas rare chez les ostréïdés. Leur caractère opportuniste et leur prolificité sont des avantages pour la création de tels assemblages : l'enfouissement rapide souvent nécessaire à la bonne préservation de « census assemblage » est assuré par la superposition des cohortes d'ostreïdés lors de l'édification de bioconstructions particulières, les crassats.

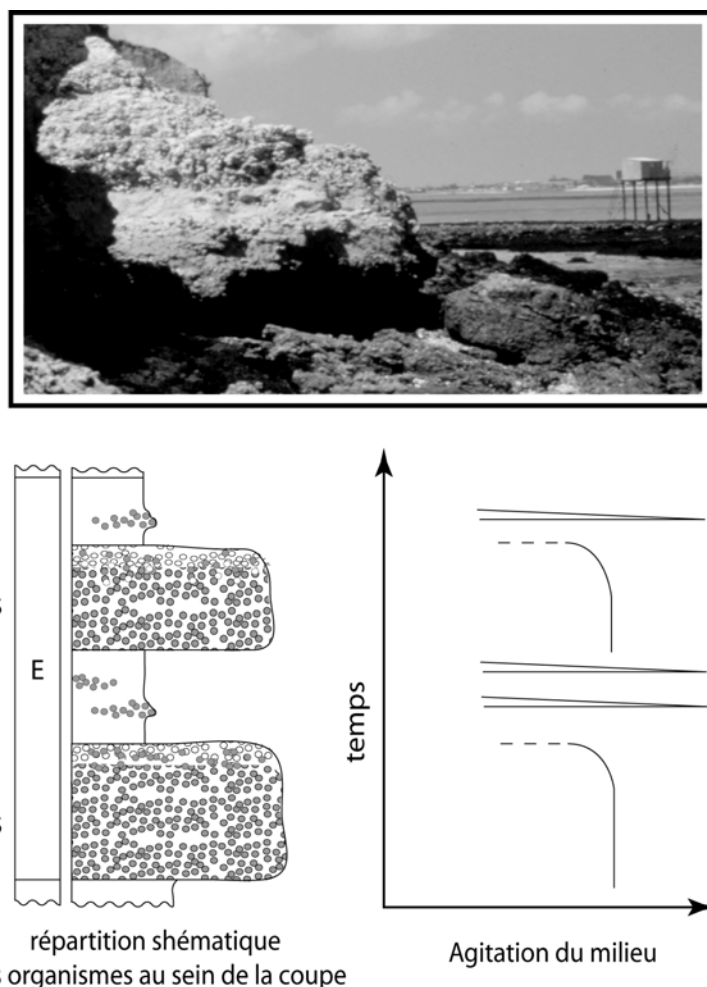


Figure 3-7 : Exemples d'assemblages 3D allochtones et d'assemblages 3D census. Les lumachelles à *Pycnodonte biauriculata* de l'Ile Madame (Cénomanien supérieur, E). Les cercles représentent la répartition des principales huîtres, en grisé les *Pycnodonte biauriculata*, en blanc les *Rhynchostreon suborbiculatum*.

3.1.1.1.2 Exemple 1 : les lumachelles à *Pycnodonte* du Cénomanien supérieur

Le premier exemple étudié se localise sur l'Ile Madame dans le niveau « E » du Cénomanien supérieur (fig. 3-7) correspondant au début de la zone à *Navicula* (Néraudeau *et al.*, 1997). A cette époque se développent d'importants niveaux à *Pycnodonte biauriculata* dans les Charentes, sur le pourtour ouest du Bassin Parisien, en Espagne, au Portugal, en Crimée, dans le Caucase et l'Ouzbékistan (Dhondt, 1984). L'abondance et l'organisation de ces ostréïdés rappellent les bioconstructions (« patch reef ») évoquées par Zenkevitch (1963) et Caspers (1950). Il s'agit donc sans ambiguïté de véritables assemblages « census » en 3D tels qu'ils ont été définis précédemment. L'histoire de cette bioconstruction peut donc être analysée en continue.

Comme toutes les *Pycnodonte*, cette espèce affectionne les zones les plus distales de la plate-forme, mais nécessite pour l'édification de telles bioconstructions d'importants apports en nutriments par le biais de courants côtiers (cf. chapitre 5). L'épaisseur importante de la

coquille chez cette espèce et le développement chez un grand nombre d'individus d'expansions alaires soulignent la puissance des courants persistants (Dumanois, 1982).

Cet assemblage quasi monospécifique de *Pycnodonte bauriculata* (mais composé également de quelque *Ceratostreon flabellatum* et *Rastellum carinatum*) en sa base voit apparaître progressivement (fig. 3-7) une faune de *Rhynchostreon suborbiculatum* constituée d'individus ailés et normaux (Jourdy, 1924). Cette autre huître, opportuniste et légère, souligne une baisse significative des courants et donc de l'apport en nutriments (figure 3-7). Ce relais progressif d'espèces au sein de la bioconstruction montre l'absence de remaniement et donc témoigne du faible amalgame temporel affectant ce type d'assemblage.

Des études sclérochronologiques permettent d'estimer le temps que représente cette bioconstruction ainsi que la vitesse du relais faunique. Les modalités précises ainsi que les résultats de ces études sont présentés dans le chapitre 5. Le principe peut cependant être résumé ainsi : si l'on réalise des coupes transversales sur les coquilles de ces *Pycnodonte*, il est possible d'observer l'architecture interne constituée d'une alternance de couches calcitiques prismatiques et de couches calcitiques foliées. Ces couches s'organisent en faisceaux qui représentent l'équivalent d'une année de croissance. Le comptage du nombre de ces faisceaux permet d'obtenir une estimation de l'âge de chacun de ces organismes et il est alors possible d'estimer un temps d'accumulation nécessaire à l'édification d'un tel assemblage. Si l'on considère que l'âge moyen de ces organismes à cette époque (et pour cet environnement donné) était de l'ordre d'une quinzaine d'années, ce récif d'une trentaine de génération représenterait alors une tranche de temps d'environ quatre siècles. Le relais spécifique s'est quant à lui réalisé dans les deux à trois dernières générations, ce qui sous-entend des changements environnementaux rapides d'une durée inférieure à la cinquantaine d'année.

3.1.1.1.3 Exemple 2 : les lumachelles de la falaise de Suzac

Les six lumachelles de la falaise de Suzac présentent toutes une organisation caractéristique d'assemblage 3D « census ». Ces lumachelles sont à leur base composées d'une faune quasiment exclusivement composée de *Pycnodonte vesicularis* et *Ceratostreon pliciferum* d'affinité plutôt infralittoral inférieur. Il est ensuite possible d'observer une augmentation graduelle de la densité des faune conjointement à l'apparition progressive de nouvelles espèces (*Rastellum carinatum*, *Rastellum carinatum* et *Agerostrea unguata*).

L'apparition de ces dernières semble caractériser une baisse du niveau marin jusqu'à un environnement infralittoral supérieur, probablement accompagnée d'une baisse significative de la turbidité.

La transition entre ces deux grands pôles environnementaux (infralittoral inférieur/infralittoral supérieur) se déroule donc en continue au vue du changement graduel de la faune. Il n'y a pas de remaniement important entre les différentes paléo-communautés composant ces assemblages.

Un doute subsiste cependant sur l'écoulement du temps qu cours de l'édification de cet assemblage. L'augmentation progressive de la densité des organismes au sein de ces bancs est-elle due à des conditions d'implantation de plus en plus favorable aux faune ou plutôt à une baisse significative du taux de sédimentation ? Si aucune réponse claire ne peut à l'heure actuelle être fournie, ce type d'assemblage à tout de même le mérite de pouvoir mettre en évidence de tels problèmes.

3.1.1.1.4 Exemple 3 : les lumachelles à *Crassostrea* du Messinien andalou

Les assemblages étudiés dans le Néogène des bassins de Sorbas et Vera sont remarquables par leur qualité de préservations et les cas d'études de type « census assemblage » ne manquent pas.

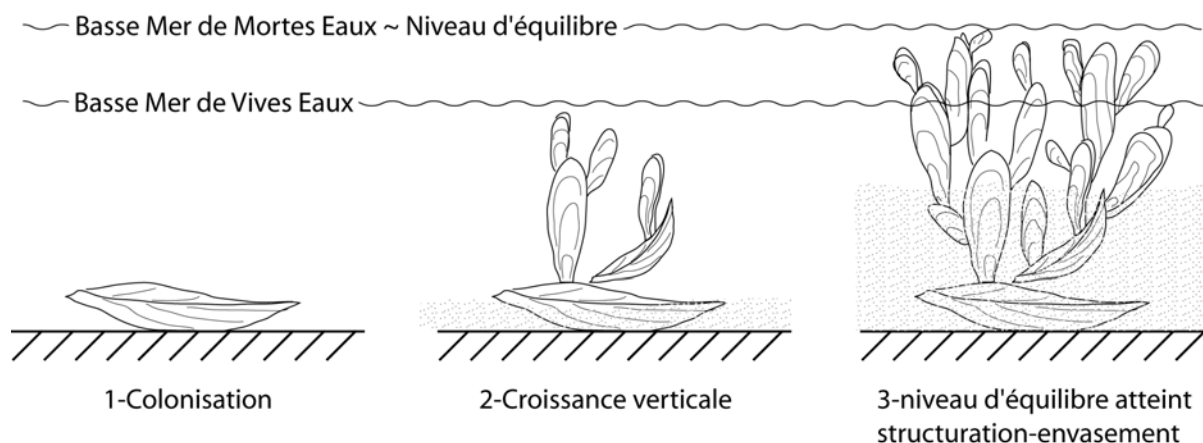


Figure 3-8 : Etapes de mise en place d'un crassat (Hocquet, 1995)

L'un des niveaux les plus exceptionnels concerne le crassat de la base de la coupe de Cerro de Los Lobos. Ce banc d'une cinquantaine de centimètres est un assemblage monospécifique de *Crassostrea gryphoides*, qui témoigne d'une certaine stabilité des conditions environnementales. Les individus sont très concentrés, au point de pousser les uns sur les autres et de former de véritables crassats tels qu'il est possible d'en observer dans les assemblages actuels. Ces crassats sont très bien préservés avec, pour la plupart des huîtres, la présence des deux valves en connexion. La mise en place de ces crassats ressemble fortement à celle décrite par Hocquet (1995) (fig. 3-8). Les processus à l'origine de ces bioconstructions sont soumis à une chronologie et des conditions paléoenvironnementales très précises.

Ainsi, une première vague d'individus est d'abord venue s'implanter sur un substrat meuble (car toujours non induré actuellement), arénitique fin et très micacé, correspondant à un environnement estuarien très proximal. Dans un second temps, ces individus ont servi de support à la croissance d'une deuxième génération positionnée cette fois-ci de manière verticale. Cette construction a grandi ainsi progressivement sur plusieurs années, de proche en proche, et dans toutes les directions. D'après Hocquet (1995), la structure s'est faite simultanément ensevelir par le sédiment du fait du piégeage des particules entre les espaces vides. La taille finale du crassat a été ainsi contrôlée par trois facteurs environnementaux principaux :

- l'hydrodynamisme du milieu : s'il est trop agité (de manière permanente ou même de manière ponctuelle) cela est défavorable à l'édification d'une telle structure ; la granulométrie très fine du sédiment encaissant et l'absence de structures sédimentaires associées indiquent que cet environnement fut calme, identique aux exemples actuels (crassats de La Vallière, Charente-Maritime);
- le niveau de la mer ; les *Crassostrea* peuvent endurer une émergence tant que celle-ci reste temporaire ; cependant, l'édification d'une telle structure reste

très fragile hors de l'eau principalement à cause de son poids ; il semble donc que la limite maximale de développement corresponde approximativement au niveau de basse mer en période de mortes eaux ;

- le taux de sédimentation ; un apport de sédiments trop important (avant ou une fois cet équilibre atteint) signifie la mort de la colonie par envasement.

La taille des crassats observés sont quant à eux d'une trentaine à une cinquantaine de centimètres maximum. La rareté des débris coquilliers malgré l'abondance de ces petites bioconstructions et surtout le faible développement de ce banc semblent indiquer que la croissance de ces crassats a dû être interrompue par apport massif de sédiment. Les colonies ont donc été enterrées très rapidement, ce qui a pu les préserver de tout remaniement.

Une fois de plus, le temps que représente ce type d'assemblage peut être estimé : chacune de ces colonies ne rassemblant pas plus de trois à quatre générations, cet environnement n'est resté stable que quelques dizaines d'années au maximum.

3.1.1.2 3D Within habitat time averaged assemblage (assemblage 3D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat)

3.1.1.2.1 Définition et propriétés (fig. 3-6)

Ce type d'assemblage correspond encore à une accumulation d'ostreïdés se présentant sous forme d'un banc (3D). Ces assemblages sont bien composés d'individus uniquement autochtones mais résultent de **l'amalgame de plusieurs populations issues de tranches de temps différentes**. De tels assemblages ont cependant l'avantage d'être constitués de populations semblables issues d'environnements invariants. L'amalgame temporel ne s'est ainsi réalisé que sur une tranche de temps relativement courte où **les conditions environnementales du milieu sont restées constantes**.

La mise en évidence de tels assemblages nécessite donc de démontrer (1) la présence d'un amalgame temporel et (2) que celui-ci n'affecte que des couches de temps correspondant à une période de stabilité environnementale. Si les critères démontrant la présence d'un amalgame temporel sont souvent perceptibles (bioturbations, figures sédimentaires, position des coquilles... cf. fig. 3-1), le problème majeur de ce type d'assemblages est de quantifier son ampleur et de définir quel fut son impact en terme d'enregistrement environnemental. Il faut avant tout rester prudent puisque même si Fürsich et Aberhan (1990) sont confiant dans leurs conclusions, il convient de rappeler que l'amalgame temporel induit un biais important sur la diversité et l'abondance relative des taxons (fig. 3-5).

Une telle démonstration permet alors de tirer d'importantes conclusions sur l'enregistrement environnemental de l'assemblage. Il est possible :

- **de reconstituer un environnement particulièrement précis** : plus la persistance de l'environnement est importante, plus le nombre de cohortes et donc de spécimens seront nombreux et auront une chance d'être préservés ;
- **d'affecter cet enregistrement à une tranche de temps donnée**, souvent courte (en domaine de plateforme, les environnements sont rarement stables durant une longue période de temps) et malheureusement mal définie (la structure des communautés et la succession des cohortes ont souvent disparu)

Si ces assemblages sont, par définition, affectés d'amalgame temporel, l'importance de la condensation sur la genèse de tels assemblages est ambiguë. D'un certain point de vue, la condensation est un facteur qui catalyse l'amalgame temporel (cf. partie 2.3.2) et qui peut donc théoriquement favoriser la formation de ce type d'assemblage. Cependant, les assemblages fortement affectés par la condensation favoriseront également l'amalgame de faunes appartenant à des conditions environnementales différentes. Théoriquement, la condensation joue donc un rôle mineur dans la mise en place de ce type d'assemblages. Pour conclure, ce type d'assemblage semble correspondre à la majorité de ceux rencontrés sur les coupes étudiées. C'est état de fait est en grande partie imputable à l'omniprésence des facteurs responsables de l'amalgame temporel.

3.1.1.2.2 Exemple 1 : une intercalaire argileux du Cénomanién inférieur sur l'Ile Madame

L'exemple étudié concerne le troisième intercalaire argileux de la sous-unité « B3 » du Cénomanién inférieur de l'Ile Madame (Videt, 2000 ; Moreau, 1993). Ce banc d'une dizaine de centimètres montre plusieurs évidences de remaniement. Quantifier l'importance de l'amalgame temporel qui en résulte est cependant difficile. Plusieurs indices semblent cependant démontrer que ces remaniements sont modérés mais bien présents. Ainsi, aucune figure de courants ou bioturbations notables n'est visible, mais l'organisation et la composition de la lumachelle est cependant particulière. Les diagrammes de distribution des tailles des assemblages (fig. 3-4) tendent à démontrer une absence de transport, mais plusieurs individus sont fracturés sur leur pourtour et dépourvus de leur valve operculaire.

Cependant, malgré l'importance de la diagenèse (les huîtres présentes sont souvent très silicifiées), cet assemblage concentre sur quelques centimètres d'affleurement une importante faune d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum*), vraisemblablement soumis à une légère anoxie (nanisme des faunes d'ostreïdés). L'absence d'apparition d'individus de plus grande taille chez les exogyres témoigne de la remarquable constance de cet environnement.

3.1.1.2.3 Exemple 2 : les lumachelles à huîtres et pectinidés de la coupe du Cerro Mandras (Messinien)

Pour des critères tout à fait différents, les assemblages lumachelliques messiniens de La Mela appartenant aux sections « c » et « d » peuvent être rangés dans cette même catégorie. Chacune de ces lumachelles mesure environ 20 à 30 centimètres d'épaisseur et s'étend latéralement sur plus de 300 mètres (longueur maximale visible de l'affleurement). La diversité de ces lumachelles est très importante et relativement bien préservée, qu'il s'agisse des échinides (*Schizaster* ou *Clypeaster* essentiellement) (Lacour, 1999 ; Lacour et Néraudeau, 2000 ; Néraudeau *et al.*, 2001...), des huîtres (*Ostrea lamellosa*, *Neopycnodonte navicularis*), d'autres bivalves (*Aequipecten*, *Amusium*, *Pecten*, *Clamys*, *Modiolus*...) (Lacour *et al.*, 2002) ou encore de la microfaune de foraminifères (Goubert *et al.*, 2001 ; Saulnier, 2003). La préservation des organismes est cependant très disparate :

- la conservation minéralogique des organismes composés essentiellement de calcite est souvent bien réalisée mais celle des organismes composés d'aragonite est très inégale (allant d'un état de préservation totale de l'organisme (huîtres, pectinidés, spondyles...) jusqu'à celui de simples empreintes dans le sédiment) ;

- plusieurs populations d'huîtres peuvent être mises en évidence, certaines sont bien conservées avec leurs deux valves, d'autres au contraire sont très fracturées et ont les valves dépareillées.

Ces différents états de conservation laissent supposer des temps de résidence très différents pour chacun des organismes (et ce même lorsqu'ils appartiennent à la même espèce), ce qui souligne la présence d'un amalgame temporel dans ces lumachelles.

Cependant, la composition spécifique de l'assemblage et la proportion respective des organismes restent cohérentes sur l'ensemble de la coupe. Les échinides et les bivalves qui ont pu être étudiés montrent des conclusions similaires quant à l'approfondissement général des milieux de dépôts sur les sections « c » et « d » considérées (Lacour et Néraudeau, 2000 ; Néraudeau *et al.*, 2001 ; Videt, 2000). Puisque cet approfondissement est de l'ordre d'une quarantaine de mètres (d'infra-littoral médian à circo-littoral supérieur), et s'effectue de manière progressive, il peut être considéré que les lumachelles d'une trentaine de centimètre d'épaisseur, bien que condensées, se sont formées à environnement constant.

3.1.1.3 3D Multi habitat time averaged assemblage (assemblage 3D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents)

3.1.1.3.1 Définition et propriétés (fig. 3-6)

La définition de ces assemblages est très proche de celle des « 3D Within habitat time averaged assemblage ». Ce sont des bancs (3D) constitués d'un amalgame de populations produites *in situ*, appartenant à des tranches de temps différentes. La seule différence est que **les conditions environnementales produisant les assemblages originels ne sont pas restées constantes**. Cette dernière particularité limite ainsi fortement les interprétations environnementales possibles issues de ce type d'assemblages (Fürsich et Aberhan, 1990 ; Partie 2.3.2 ; fig. 3-5). **L'identification de tels assemblages est primordiale afin de ne pas faire de reconstitutions paléoenvironnementales erronées, d'inventer des environnements chimères ou composite.**

Dans la plupart des cas, il devient en effet très difficile de séparer et de caractériser les différents milieux mélangés. Plus encore, il est impossible de retrouver quelles étaient les conditions initiales, intermédiaires et finales, et donc d'interpréter la dynamique environnementale amenant à la création de l'unité biosédimentaire étudiée. **Dans le meilleur des cas, il n'est possible d'attribuer qu'une vaste palette d'environnements plus ou moins définie à une fourchette de temps elle aussi relativement large voire indéfinie.**

Si les remaniements responsables de l'amalgame temporel peuvent être fréquemment mis en évidence, il est par contre souvent difficile de discriminer les « 3D within habitat time average » des « 3D multi habitat time average ». Il n'y a pas de différence fondamentale dans la genèse de ces assemblages. Au regard des cas étudiés, il n'est pas possible de considérer que les remaniements ont été beaucoup plus importants ou que le temps s'est enregistré de manière différente. La différence principale responsable de la genèse de l'un ou l'autre des assemblages résulte plutôt du fait que l'enregistrement sédimentaire s'est effectué ou non lors d'une période de changement des conditions environnementales.

La caractérisation de ce type d'assemblages grâce aux seuls ostréïdés est difficile. Les ostréïdés sont a priori rarement considérés au niveau spécifique comme de bons marqueurs environnementaux. Les espèces les plus fréquentes sont relativement ubiquistes et les reconstitutions environnementales se font majoritairement sur l'analyse du spectre faunique

de l'ensemble de l'assemblage. Les faunes associées sont donc souvent mises à contribution pour détecter les « anomalies écologiques » permettant de classer les assemblages dans cette catégorie.

3.1.1.3.2 Exemple 1 : la lentille marneuse de l'Ile Madame

L'exemple pris est celui de la lentille marneuse de l'Ile Madame en base du Cénomanien moyen (niveau « C1 »). Celle-ci n'est observable que dans le canal creusé à proximité de l'auberge de l'Ile Madame. Bien qu'intercalée entre deux bancs calcaires oolithiques comme les niveaux précédents, les faunes qui la composent permettent de caractériser ces marnes à huîtres comme un « multi habitat time averaged » assemblage. Des aberrations d'ordre écologique soulignent l'amalgame de plusieurs communautés : la présence d'huîtres (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*) et d'échinides de faible profondeur (infralittoral inférieur) contraste avec d'important éléments de pentacrines (circalittoral). Malgré leur désarticulation, leur abondance plaide en faveur de leur autochtonie. La robustesse des huîtres ne serait être comparée à celle des pentacrines et aucun autre critère ne permet de définir quel fut la nature des premières communautés à s'implanter.

Il est alors ici impossible de reconstituer un quelconque environnement sans prendre le risque de mélanger et donc de mal interpréter des éléments.

3.1.1.3.3 Exemple 2 : la « queue » du *Porites* de Cerro Mandras

Ces assemblages semblent rares sur les coupes néogènes étudiées. Un seul exemple a pu être mis en évidence. En marge du récif *Porites* de la coupe de Cerro Mandras, se développe sur une trentaine de centimètres un niveau doté d'une très grande richesse en bivalves (19 espèces dont trois ostréïdés). Les faunes sont assez bien préservées, peu roulées, donc potentiellement issues de paléo-biocénoses locales.

Cependant, cette forte diversité de bivalves, mais aussi d'échinides, peut éveiller des soupçons. En effet près de la moitié des espèces de bivalves rencontrées dans les coupes messiniennes du bassin de Sorbas (Lacour *et al.*, 2002) sont présentes dans ce banc (19 sur 44). Puisque toutes sont autochtones, il paraît surprenant qu'un biotope unique puisse rassembler autant d'espèces différentes même si les environnements périrécifaux peuvent être réputés pour leur richesse. Ce niveau est donc vraisemblablement affecté d'un amalgame temporel modéré mais suffisant pour mélanger des faunes locales appartenant à des environnements différents. Ces modifications environnementales sont probablement réduites puisque aucune anomalie écologique importante n'est clairement identifiable. L'abondance des bioturbations dans ce niveau révèle qu'elles sont probablement à l'origine de ces remaniements *in situ* ainsi que de l'enfouissement rapide qui a permis leur bonne préservation.

En terme d'interprétations environnementales, l'analyse paléoécologique des faunes rencontrées ne permet donc de définir qu'une succession d'environnements périrécifaux mal définis sur une période de temps difficile à déterminer.

3.1.2 Assemblages 3D de faunes allochtones

3.1.2.1 Définition et propriétés

Le dernier type d'assemblage 3D présenté est celui **constitué de faunes allochtones**. Dans ce type d'assemblage, la totalité ou la majorité des faunes constituant l'assemblage n'a pas été produit *in-situ* et ne reflète donc pas l'histoire environnementale du site étudié. Il

s'agit même bien souvent d'un **assemblage entièrement composite sans aucune signification paléoenvironnementale**.

Les facteurs responsables de la genèse de tels assemblages sont sensiblement les mêmes que ceux introduisant de l'amalgame temporel. **Ils peuvent ainsi avoir une origine biotique et/ou abiotique**. Cependant, les facteurs abiotiques restent majoritaires dans la création de faunes allochtones. L'origine biotique des concentrations d'ostreïdés est souvent indirecte. Il ne s'agit au final que de création d'infrastructures ou d'espaces particuliers dans lesquels viennent se piéger les huîtres mais sous l'action directe des courants. Mise à part l'exception particulière du Quaternaire où l'on retrouve des « cavités poubelles » remplies d'huîtres par l'homme (ex : sites gallo-romains), les huîtres ne connaissent pas de prédateurs capables de tels actes. Le rôle des facteurs biotiques chez les huîtres reste donc minime comparé aux micro-mammifères et à leur concentration dans les karsts au travers des pelotes de régurgitation ou des coprolithes de poissons mangeurs d'échinides et d'astérides.

Les lumachelles ont souvent classées abusivement dans ce type de catégorie. La désarticulation de quelques individus ou le mauvais état de préservation de quelques autres ne traduit pas forcément la réalité de tout un assemblage. Sauf cas exceptionnels, les assemblages dits « allochtones » sont rarement composés d'organismes entièrement allochtones, tout comme à l'inverse, les assemblages dits « autochtones » contiennent toujours quelques organismes allochtones. Même les assemblages les plus remaniés peuvent apporter quelques informations sur les conditions paléoenvironnementales (importance du courant, proximité des organismes allochtones,...), tout comme il est possible de tracer l'origine des autres éléments (quartz, feldspath, glauconie,...) composant l'unité biosédimentaire étudiée.

Les exemples d'assemblage 3D allochtones sont fréquents chez les ostreïdés. Si certains spécimens encroûtants peuvent être préservés de ces aléas, la majorité des individus se présentent sous formes libres et ne peuvent y échapper.

3.1.2.2 Facteurs abiotiques

3.1.2.2.1 Exemple 1 : Les lumachelles cénomaniennes de Port-des-Barques

Les facteurs généralement responsables d'accumulations coquillières sont les processus liés aux dépôts de tempêtes. Ils sont souvent invoqués pour expliquer la présence de nombreuses lumachelles mais l'exemple de la falaise de Port-des-Barques (unité « G1 » du Cénomani supérieur ; fig. 3-9) souligne que de telles interprétations doivent être envisagées avec prudence.

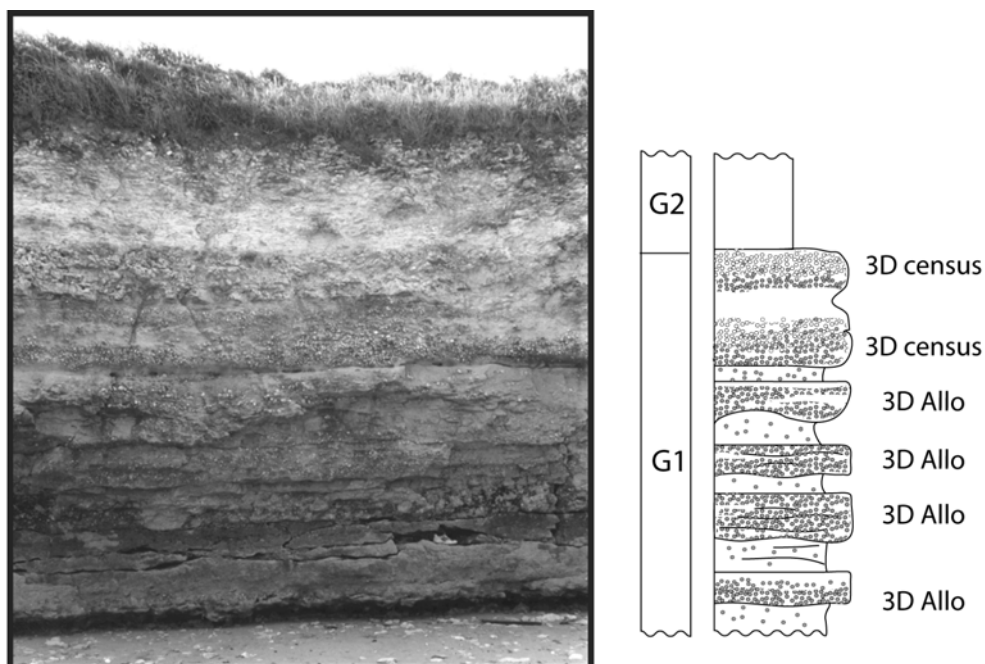


Figure 3-9 : Exemples d'assemblages 3D allochtones et d'assemblages 3D census. Les lumachelles de la falaise de Port-des-Barques (Cénomanien supérieur, G1). Les cercles représentent la répartition des principales huîtres, en grisé les *Rhynchostreon suborbiculatum*, en blanc les *Rastellum*

Dans le Cénomanien supérieur de Port-des-Barques se développe une série de six lumachelles d'huîtres, globalement très semblables. Les quatre premières sont composées exclusivement de *Rhynchostreon suborbiculatum* et les deux dernières voient l'implantation progressive de *Rastellum carinatum*.

Plusieurs critères permettent de mettre en évidence l'allochtonie de ces quatre premiers assemblages :

- si les individus présentent souvent leurs deux valves, ils sont cependant souvent fracturés sur leur pourtour ;
- les diagrammes de distribution des tailles (fig. 3-4) adoptent une forme gaussienne très symétrique voire négative, ce qui témoigne d'un tri par les courants ;
- de nombreuses figures sédimentaires de types HCS et SCS, synonymes de dépôts de tempêtes, sont visibles au sein même de ces lumachelles.

Il y a eu un transport des coquilles et la création de bancs composites d'individus issus d'assemblages allochtones.

A l'inverse, tous ces critères ne se retrouvent pas dans les deux dernières lumachelles. Ces assemblages présentent même une organisation verticale des espèces, caractéristique d'un « assemblage 3D census » : chacun des bancs montre un relais progressif dans sa composition faunique (remplacement graduel de *Rhynchostreon suborbiculatum* par *Rastellum carinatum*). Ces derniers bancs sont donc révélateurs de conditions environnementales précises alors que leur forte ressemblance générale avec les premières lumachelles les aurait écartées de tout usage paléoécologique.

3.1.2.2.2 Exemple 2 : les obliques à huître de Talmont église (C Vib, Campanien supérieur)

Les environnements de la coupe de Talmont église se situent à une période charnière du Campanien supérieur, caractérisée par une baisse significative du niveau marin. Ces environnements sont intermédiaires entre les environnements de vasières carbonatées profondes antérieures (infralittoral inférieur voire circalittoral) et les environnements à rudistes sus-jacents (infralittoral supérieur/inférieur).

Il est alors possible de voir apparaître au sein de cette coupe (pour la première fois dans le Campanien supérieur) d'importantes figures sédimentaires tels que des lamines sub-planes ou des litages arqués. Les faunes d'huîtres contenues dans ces corps sont alors emballées dans une matrice très bioclastique, composée de nombreux autres individus remaniés (astérides, bryozoaires, lamellibranches, échinides, spongiaires, *Orbitoides*, rhynchonelles...). La progradation de ces corps sous-marins témoigne donc de l'allochtonie des faunes. L'analyse du contenu paléontologique de ces bancs ne serait donc être révélateur des conditions paléoécologiques de ce site.

3.1.2.2.3 Exemple 3 : le conglomérat basal de Los Yesos

Un autre facteur abiotique source de production d'assemblages de ce type correspond aux apports d'individus allochtones par les chenaux lors de crues. Les conglomérats situés en base de la coupe de Los Yesos (Messinien, Bassin de Sorbas) en sont un exemple caractéristique. Ce conglomérat est très variable dans sa puissance (de 0 à 5 mètres d'épaisseur) et dans son extension latérale (sur quelques centaines de mètres). Il est constitué d'une série de bancs décimétriques à métriques correspondant à autant d'épisodes de crues. Ces dernières devaient être importantes étant donné les galets décimétriques qui furent charriés. Ce système de chenaux se développe au sein d'une série calme silto-gréseuse contenant pour unique faune d'ostreïdés des *Neopynodonte navicularis* très bien préservés. Le conglomérat contient quant à lui une majorité de *Neopynodonte navicularis* légèrement abîmées, à très abîmées mais aussi des *Ostrea lamellosa* souvent très mal préservées. La majorité des formes sont libres mais certaines de ces *Ostrea lamellosa* peuvent être fixées sur des galets. Ces dernières auraient pu pousser dans le conglomérat mais la très mauvaise qualité de préservation (fracturation et érosion) de ces huîtres pourtant très robustes indique qu'elles ont voyagé pendant une longue période avant de se déposer. A contrario, les *Neopynodonte navicularis* sont moins endommagées bien qu'elles aient un test beaucoup plus fin. Cela signifie qu'elles ont été incorporées plus tard, au fur et à mesure de la progression du chenal. Ces deux espèces peuvent donc être considérées comme allochtones dans ces chenaux bien que les *Neopynodonte navicularis* proviennent d'une zone amont relativement proche et donc probablement du même type d'environnement que celles situées en marge du conglomérat dans le faciès silto-gréseux.

3.1.2.3 Facteurs biotiques

3.1.2.3.1 Exemple 1 : la barre à *Thalassinoïdes* B1 de Fouras Bois-Vert (Cénomaniens inférieur)

La barre carbonatée bioclastique étudiée provient de la première plate-forme carbonatée de « B3 » du site de Fouras « Bois vert » (Cénomaniens inférieur, fig. 3-10).

Elle présente dans sa partie inférieure d'intenses bioturbations de type *Thalassinoïdes* et dans sa partie médiane des laminations sub-planes significatives d'importants courants de

fonds. Les huîtres présentes dans ces niveaux sont majoritairement des *Rhynchostreon suborbiculatum*. Leur petite taille rend leur remaniement très facile : si les individus sont distribués de manière homogène dans la partie médiane, ils sont au contraire concentrés au fond des infractuosités des bioturbations. Jamais ces huîtres n'auraient pu s'y développer compte tenu du transit de sédiment en surface. Ces bioturbations de type *Thalassinoïdes* ont donc servi de pièges pour les individus en transit de la partie médiane. Aucune interprétation paléoécologique ne serait donc possible à partir de la simple analyse de distribution paléoécologique des ostreïdés.

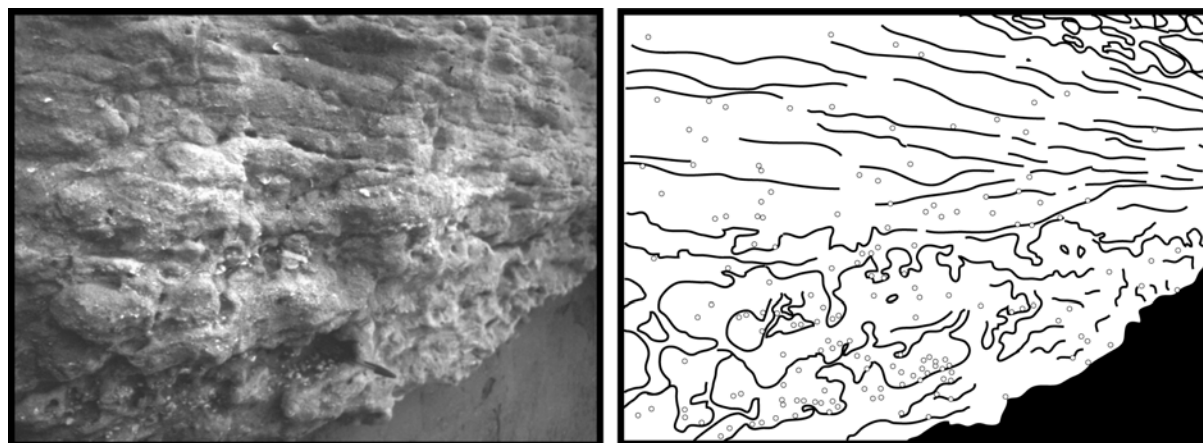


Figure 3-10 : Exemples d'assemblages 3D allochtones d'origine biotique (Partie bioturbée inférieure). La falaise de Fouras-Bois Vert (Cénomanien inférieur, B3). Les cercles représentent la répartition des huîtres *Rhynchostreon suborbiculatum*.

3.1.2.3.2 Exemple 2 : le *Porites* de la coupe du Cerro Mandras (Messinien)

Si aucune huître n'a pu jusqu'alors être rencontrée au sein même d'une bioconstructions à *Porites* des coupes du Bassin de Sorbas, il est cependant possible d'en apercevoir quelques-unes sur leur pourtour. Celles-ci peuvent être soit majoritairement contenues dans les interstices laissés libres en sommet de construction ou alors parfois encroûtantes en périphérie. Elles marquent ainsi la fin de l'épisode récifal puisque la cémentation d'une huître sur un récif nécessite au préalable que celui-ci soit mort.

Les huîtres fixées sont évidemment bien en place, mais il n'en est pas de même pour celles localisées entre les dernières branches des colonies de coraux. Cet assemblage diversifié (*Ostrea lamellosa*, *Crassostrea gryphoides* et *Neopycnodonte navicularis*) présente des individus souvent peu roulés mais très fracturés, quasiment toujours renversés ou basculés. De plus, ces huîtres ont pour encaissant un faciès très bio-détritique, produit de démantèlement du récif. Dans le banc silto-gréseux situé juste au-dessus, la densité des coquilles d'huîtres est nettement inférieure, ce qui laisse présager que les nombreuses coquilles fracturées et renversées ont bien été piégées par la bioconstruction à *Porites*. L'assemblage des ostreïdés rencontrés peut être considéré comme majoritairement allochtone. Toute interprétation environnementale basée sur l'abondance ou la diversité des faunes d'ostreïdés serait erronée.

3.2 Assemblages 2D

Les huîtres ont pour particularité de pouvoir former des assemblages en 2 dimensions. Grâce à leur aptitude à se cémenter sur le substratum, elles peuvent ainsi coloniser les surfaces marqueurs de discontinuités sédimentaires. Les huîtres surligneront d'ailleurs d'autant mieux ces discontinuités que ces dernières seront importantes. C'est une caractéristique importante de ce groupe, qui se révèle intéressante si l'on s'intéresse aux modalités d'enregistrement des lacunes sédimentaires. Tout comme leurs homologues 3D, ces assemblages peuvent permettre de caractériser des environnements paradoxalement non préservés. Tous les assemblages 2D n'ont cependant pas la même valeur. Il paraît alors important de répertorier différents cas d'assemblages 2D et d'appréhender les propriétés.







| | Structures 2D | Interprétations environnementales |
|--|---|---|
| census assemblages |  |  |
| within habitat time averaged assemblages |  |  |
| multi habitat time averaged assemblages |  |  |

Figure 3-11 : Morphologies et enregistrements environnementaux des assemblages 2 D autochtones.

"Census assemblages" : Les surfaces faiblement marquées sont souvent caractéristiques de conditions environnementales très précises qu'il est possible d'attribuer à un temps "t" limité.

"Within habitat time averaged assemblages" : Ils apparaissent lorsque l'arrêt de sédimentation est plus important. Les conditions paléoenvironnementales régissant l'implantation des spécimens sont cependant restées inchangées. A partir des données paléoécologiques des faunes récoltées, il sera alors possible de reconstituer cet environnement précis qui pourra être attribuer à une fourchette de temps "t à t+1".

"Multi habitat time averaged assemblages" : ils apparaissent lorsque l'arrêt de sédimentation se prolonge encore. Cette surface est souvent marquée par de nombreux signes caractéristiques d'une exposition prolongée (perforations, galets phosphatés...). Son assemblage est généralement constitué d'un mélange de faunes significatives de paléoenvironnements très différents. Toute reconstitution paléoenvironnementale issue d'une simple analyse paléoécologique des faunes qui la compose, ne permet pas de conclure précisément sur ces conditions ni sur leurs évolutions au cours de cette fourchette de temps "t à t+n" (souvent mal définie) que représente cette surface.

3.2.1 Assemblages de faunes autochtones

3.2.1.1 Présentation

Dans un premier temps seront définis les assemblages composés principalement d'organismes autochtones. Ces surfaces sont présentées suivant leur degré de « maturité », à

savoir leur évolution systématique vers une induration de plus en plus prononcée du substratum. Comme pour les assemblages 3D, il conviendra de cerner les limites que posent les différents assemblages en termes de reconstitutions paléoécologiques.

En ce qui concerne l'amalgame temporel et la condensation, ces deux termes se retrouvent ici très liés. Plus une surface représentera un laps de temps important, plus l'amalgame temporel engendré sur les faunes sera important et plus il pourra être dit que la condensation est importante. Dans ces cas très précis **les notions de condensation et d'amalgame temporel sont donc, dans ce cas précis, similaires.**

3.2.1.1.1 2D Census assemblages

3.2.1.1.1.1 Définition et propriétés (fig. 3-11)

Une discontinuité sédimentaire faiblement marquée caractérise un arrêt de sédimentation réalisée en une seule fois (« simple omission surface » *sensu* Clari *et al.*, 1995). Par définition, ce « census assemblage » est affecté d'un amalgame temporel (et donc d'une condensation) quasi nul. L'assemblage **représente donc un instant « t » très précis.**

Ce temps très court ne permet donc qu'à quelques cohortes seulement de coloniser cette surface avant qu'elle ne soit recouverte. Ce qui ne laisse pas non plus un temps suffisamment important pour une éventuelle induration du substratum. Les quelques individus colonisant cette surface peuvent cependant être révélateurs de **conditions paléoécologiques très précises** en fonction des organismes qui les colonisent.

3.1.2.3.2 Exemple 1 : la vasière carbonatée du Cénomaniens moyen de l'Ile Madame

Ce type d'assemblage est visible en interface C1/C2 dans le Cénomaniens moyen de l'Ile Madame (fig. 2-12). Cette surface peu marquée sépare deux unités aux lithologies semblables de calcaires micritiques et d'argiles à stratifications amygdalaires. Seul la différence de teinte entre le niveau inférieur (blanc/ gris) et le niveau supérieur (blanc/jaune) permet de définir cette surface comme une véritable discontinuité sédimentaire (*sensu* Bates et Jackson, 1987).

Elle se retrouve alors abondamment colonisée, puisque sa concentration en ostréïdés augmente significativement, passant de quelques individus épars à plus de 5 individus en moyenne par m². Les *Rastellum carinatum* sont les plus présentes, suivie des *Pycnodonte vesicularis* et des *Rhynchostreon suborbiculatum*.

La bonne préservation des organismes et le faible encroûtement général de cette surface par les autres faunes témoignent d'un arrêt de sédimentation très court. Les huîtres tout comme les autres faunes associées (rudistes, échinodermes, spongiaires, brachiopodes etc.) semblent indiquer une faune de vasière carbonatée infralittorale inférieure à circalittorale. L'absence d'organismes encroûtants et de morphologies d'ostreïdés assimilées comme telles, indique une absence d'induration (cf. partie 3.2.1.2, « Caractérisation de ces assemblages ») et peut être qualifiée de « soft ground » (*sensu* Seilacher, 1981).

3.2.1.1.3 Exemple 2 : les chenaux gréseux de Las Roderas (Pliocène)

Un autre exemple d'assemblage « census » de faune autochtone en deux dimensions se situe dans l'important système de chenaux de la coupe pliocène de « Las Roderas ». Cet ensemble à faciès gréseux et à passée micro-conglomératique se développe sur près de 3 mètres d'épaisseur et montre une extension latérale de plus de 500 mètres. Plusieurs surfaces d'érosion sont visibles indiquant que ce corps s'est construit en un minimum de quatre événements. La faune y est très peu présente et un doute peut subsister quant à son autochtonie.

Il est cependant possible de voir un important développement de petites coquilles d'huîtres (<1 cm) de type *Ostrea lamellosa*. La préservation de ces faunes de juvéniles d'huîtres cimentées témoigne donc bien de l'autochtonie de ces assemblages. Ils sont de plus marqués par un très faible amalgame temporel : aucun individu n'a eu le temps d'atteindre la taille adulte moyenne de l'ordre de la dizaine de centimètre que l'on retrouve habituellement dans les population d'*Ostrea lamellosa*. Cet assemblage ne peut donc représenter qu'une seule cohorte ce qui permet d'estimer le temps écoulé entre deux épisodes microconglomératiques comme une période de l'ordre de quelques mois au maximum. Si les espèces composant cet assemblage ne permettent pas de préciser très finement quelles étaient les conditions paléoenvironnementales de ce milieu, elles permettent cependant de caractériser précisément le temps écoulé entre les deux crues de ce chenal sous-marin infralittoral.

Cet assemblage (comme de nombreux assemblages « census ») peut être considéré comme exceptionnel étant donné le caractère érosif des épisodes gréseux suivants.

3.2.1.1.2 2D Within habitat time averaged assemblage (assemblage 2D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat)

3.2.1.1.2.1 Définition et propriétés (fig. 3-11)

Ce type d'assemblage est situé sur une discontinuité sédimentaire traduisant un arrêt de sédimentation relativement important qui mélange de manière significative plusieurs cohortes. Ce laps de temps dépend de la dynamique des conditions environnementales régnant sur la surface : l'amalgame des organismes ne doit concerner que des individus s'étant développés sous des conditions environnementales similaires.

De cette manière, lorsqu'il sera démontré qu'un d'assemblage répond à une telle définition (cf. partie 3.1.1.2, « 3D Within habitat time averaged assemblage »), celui-ci pourra être considéré comme représentatif **d'un environnement constant sur une fourchette de temps allant d'un instant « t » à un instant « t+1 »**.

Malgré ces deux exemples et à l'inverse de leurs analogues en 3D, ces types **d'assemblages sont rares**. Plusieurs raisons peuvent être évoquées :

- la majorité des surfaces encroûtées par des huîtres sont des discontinuités sédimentaires situées à l'interface de deux environnements bio-sédimentaires différents ; l'amalgame temporel peut alors s'effectuer sur toutes les paléo-communautés ayant peuplé le panel d'environnements intermédiaires ; dans un tel cas ce ne serait plus un assemblage « within habitat time average » mais un « multi habitat time averaged » ;

- dans le cas des assemblages 2D, les notions d'amalgame temporel et de condensation évoluent de manière conjointe ; l'amalgame temporel s'effectue sur la totalité de la période condensée ; plus la surface représente une période de temps importante, plus la précision des interprétations paléoenvironnementales sera faible ;

- quand bien même les paramètres physico-chimiques du milieu resteraient stables, les surfaces exposées sont progressivement transformées par des processus biologiques et diagénétiques, telle qu'une induration progressive du substrat ; les communautés d'huîtres étant très sensibles à la qualité de leur substratum, leurs assemblages fauniques s'en retrouveront d'autant modifiés.

3.2.1.1.2.2 Exemple 1 : les barres carbonatées B3 de l'Ile Madame (Cénomanién inférieur)

Les surfaces terminant les barres carbonatées oolithiques « B3 » du Cénomanién inférieur sont des exemples typiques d'assemblage 2D « Within habitat time averaged ».

Chacune d'entre elles est marquée par une forte discontinuité lithologique (passage de barres carbonatées oolithiques à des argiles glauconieuses) et une forte colonisation de la part des rudistes (*Sphaerulites foliaceus*). Quelques huîtres automorphes peuplent cette surface (*Rhynchostreon suborbiculatum* et *Rastellum carinatum*).

La préservation différentielle des organismes et leur concentration témoigne de la longévité de cette surface sur plusieurs générations et donc de l'ampleur de l'amalgame temporel/condensation.

Malgré l'important arrêt de sédimentation, les conditions environnementales de cet habitat n'ont que peu évolué. La composition en macrofaune de ces surfaces est semblable à celle des bancs sous-jacents et la morphologie de cette surface montre une amorce d'induration sans jamais atteindre le stade de « rock ground » (*sensu* Clari *et al.* 1995). Cet assemblage ne présente que quelques rares *Skolitos*, mais aucune perforation, organisme encroûtant, nodule ou autre concrétion caractéristiques d'une exposition prolongée sans sédimentation.

3.2.1.1.2.3 Exemple 2 : Les lumachelles du Caillaud (C V, Campanien supérieur)

La falaise du Caillaud est généralement marquée par une succession de bancs calcaires plus ou moins rythmés. Chacun de ces bancs contient généralement un nombre d'huître souvent non négligeable sans pour autant qu'elle constituent de véritables lumachelles (généralement entre 0 et 5 individus par mètres).

Deux niveaux majeurs viennent cependant rompre cette « monotonie » avec le développement de plusieurs dizaines d'individus par mètres. La composition faunique de ces niveaux est cependant très proche des bancs sous- et sus-jacents. Les conditions environnementales de ces deux surfaces en sont donc a priori très proches de celles des vasières carbonatées de ces niveaux. Aucun changement environnemental clair n'est donc identifié.

La raison de ces fortes accumulations d'ostreïdés tient donc probablement d'un problème de condensation. Ces surfaces sont restées exposées durant une très longue période de temps, permettant ainsi l'accumulation de plusieurs dizaines de cohortes. Il existe d'ailleurs une forte disparité morphologique entre les individus colonisant ces surfaces. De nombreux *Pycnodonte vesicularis* encore en « position de vie » présentent des morphologies

automorphes alors que de nombreux autres sont représentés sous la forme de *Pycnodontes vesicularis* var. *hippodium*. Ce phénomène témoigne ainsi d'une induration graduelle du substratum et donc du temps écoulé sur cette surface.

3.2.1.1.2.4 Exemple 3 : les calcaires à algues de « Paso de Almocaizar »

La coupe de « Paso de Almocaizar » présente dans sa partie supérieure un calcaire à algues d'une puissance d'une trentaine de mètres. Cet ensemble est interrompu à plusieurs reprises par des arrêts de sédimentation tel que le premier hardground étudié qui se localise à une dizaine mètres de la base. Il est colonisé par de nombreuses *Ostrea lamellosa* encroûtantes (plusieurs dizaines par m²). Ces *Ostrea* présentent plusieurs degrés de développement (juvéniles et adultes) et de conservation différents (coquilles intactes avec les deux valves ou non, fracturées ou non, érodées ou non). De plus, plusieurs individus présentent des juvéniles fixés sur la surface interne de la valve gauche. Il est donc possible d'envisager que cet assemblage représente un minimum de trois cohortes différentes : une première pour les individus de grande taille encroûtés, un deuxième pour les individus de grande taille bien préservés et une troisième pour les individus juvéniles fixés sur les vieilles huîtres et le substratum. Ces différentes cohortes sont donc significatives d'autant d'années d'arrêt de sédimentation. L'amalgame temporel que représente cette surface est ainsi identifiable et quantifiable.

Par ailleurs, puisque ce hardground ne semble témoigner que d'un arrêt de sédimentation entre deux unités très semblables et que *Ostrea lamellosa* est la seule espèce d'huîtres à avoir pu coloniser cette surface, cela souligne un manque de diversité environnementales nécessaires à l'implantation d'autres espèces et donc la constance vraisemblable des facteurs environnementaux. Cet environnement de pied de cône profond, mais très proximal (cf. chapitre 2), a donc fonctionné par à-coups avec des périodes de stases de plusieurs dizaines d'années.

3.2.1.1.3 2D Multi habitat time averaged assemblage (assemblage 2D victime d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents)

3.2.1.1.3.1 Définition et propriétés (fig. 3-11)

Ces assemblages caractérisent des surfaces soumises à une succession d'environnements différents. Comme dans les assemblages 3D, **il est difficile de déterminer la nature précise des environnements** exprimés successivement sur cette surface et encore moins d'en établir une chronologie.

Bien que les changements environnementaux à l'origine de ces assemblages puissent se produire en un temps très court, ce sont généralement les arrêts de sédimentation les plus longs qui sont marqués par ce type d'assemblage. Par extension, ils marqueront également **les surfaces stratigraphiques les plus importantes**.

La majorité d'entre eux sont donc marqués par une **forte disparité de conservation entre les faunes**. Ces surfaces sont généralement **caractérisées par une induration prononcée** du substratum et correspondent à l'appellation de « rock ground » telle que l'ont définie Clari *et al.*, (1995) : « We define *rock ground* as every surface which, regardless of its origin and characteristics, was hardened before deposition of the immediately overlying

sediments ». Cette lithification est souvent concomitante de l'implantation progressive des faunes.

3.2.1.1.3.2 Exemple 1 : Le hardground de la falaise de Cadoret

Le hardground de la falaise de Cadoret (sommet de « B1 », presque île de Fouras) est un exemple caractéristique parmi tant d'autre. Cette surface présente toutes les caractéristiques propres au fonds durcis, à savoir de nombreuses perforations de lithophages remplies d'oxydes ferro-magnésiens, la présence de petits galets phosphatés, d'importants encroûtements d'algues et d'ostreïdés. Les similitudes de composition spécifique des assemblages entre la faune du banc sous-jacent et celle colonisant la surface sont fortes mais l'hétérogénéité des morphologies d'huîtres qui les composent (*Rastellum carinatum* libre et encroûtant, *Rhynchostreon suborbiculatum* avec ou sans attaches, quelques *Pycnodontes vesicularis* var. *hippopodium*), caractérise un mélange de faunes issues de fonds instables, mous et indurés. Les formes libres, bien que piégées dans les galeries de *Thalassinoides*, sont rares et très mal préservées. Ceci est en partie imputable au double fait de leur vannage au cours du temps et de leur plus long séjour sur cette surface.

La disparition des cohortes ne permet pas de déterminer le temps que représente cet assemblage. Les conditions environnementales qui régnaient sur cette surface sont floues. Il est possible d'imaginer que le substratum s'est progressivement induré au cours du temps, mais aucun comptage de faune n'est réalisable pour tenter d'interpréter les conditions du milieu en terme d'agitation, de turbidité, de bathymétrie...

3.2.1.1.3.3 Et les exemples Néogènes ?

Au regard des neuf coupes étudiées dans le Néogène, aucun assemblage de ce type n'a pu être observé. Cela ne signifie évidemment pas qu'ils n'existent pas mais souligne plutôt la difficulté qui est de les mettre en évidence. Si aucun caractère morphologique (différence de préservation, remplissage sédimentaire des coquilles différent...) ou d'aberration écologique n'est relevé, il devient quasiment impossible d'identifier ce type d'assemblage.

3.2.1.2 Caractérisation de ces assemblages 2D

Les différents types d'assemblages 2D décrits peuvent être discriminés (et par la même occasion le degré de maturation de ces différentes surfaces) grâce à la morphologie des ostreïdés. Trois principaux grades d'induration du substrat peuvent être mis en évidence suivant la morphologie des huîtres colonisant le paléo-fond ou tout autre support (clastes silicatés ou carbonaté, bois...). Ces états d'induration peuvent correspondre à la nomenclature anglo-saxonne établie par Seilacher (1981) de « soft ground » (substrat mou), « firm ground » (substrat ferme) et « rock ground » (substrat induré).

Parce que les surfaces remarquables sont plus nombreuses et plus facilement identifiables dans le Crétacé que dans le Néogène (pour les coupes étudiées), les analyses effectuées ici s'attarderont sur les stratégies adoptées par trois des espèces cénomaniennes les plus ubiquistes et les plus abondantes des coupes étudiées.

Le caractère principal utilisé pour l'identification de ces surfaces est le xénomorphisme. Puisque ce caractère est commun à la majorité des espèces (mésozoïques ou cénozoïques), un raisonnement similaire à celui exposé dans les exemples suivants pourrait être appliqué aux morphologies néogènes.

3.2.1.2.1.1

Pycnodonte vesicularis

Pycnodonte vesicularis s.l. est une des espèces phares du Crétacé supérieur puisqu'elle s'étend sur tous les domaines tempérés allant du Nord au Sud (cf. chapitre 1).

Lorsque cette espèce est automorphe, le test très gibbeux et plutôt large est lisse. Cette morphologie fut signalée à plusieurs reprises (Dhondt, 1984 ; Stenzel, 1971 ; Hallam, 1959 ; Douvillé, 1910 ...) comme une adaptation lui permettant de flotter sur un fonds vaseux. Cette concavité l'aide à basculer au cours de sa croissance, lui permettant de maintenir sa commissure bien au-dessus du niveau de sédiment. L'huître se préserve alors de tout ensevelissement et positionne son siphon inhalant au-dessus de la pellicule d'eau superficielle anoxique et riche en sulfures d'hydrogène.

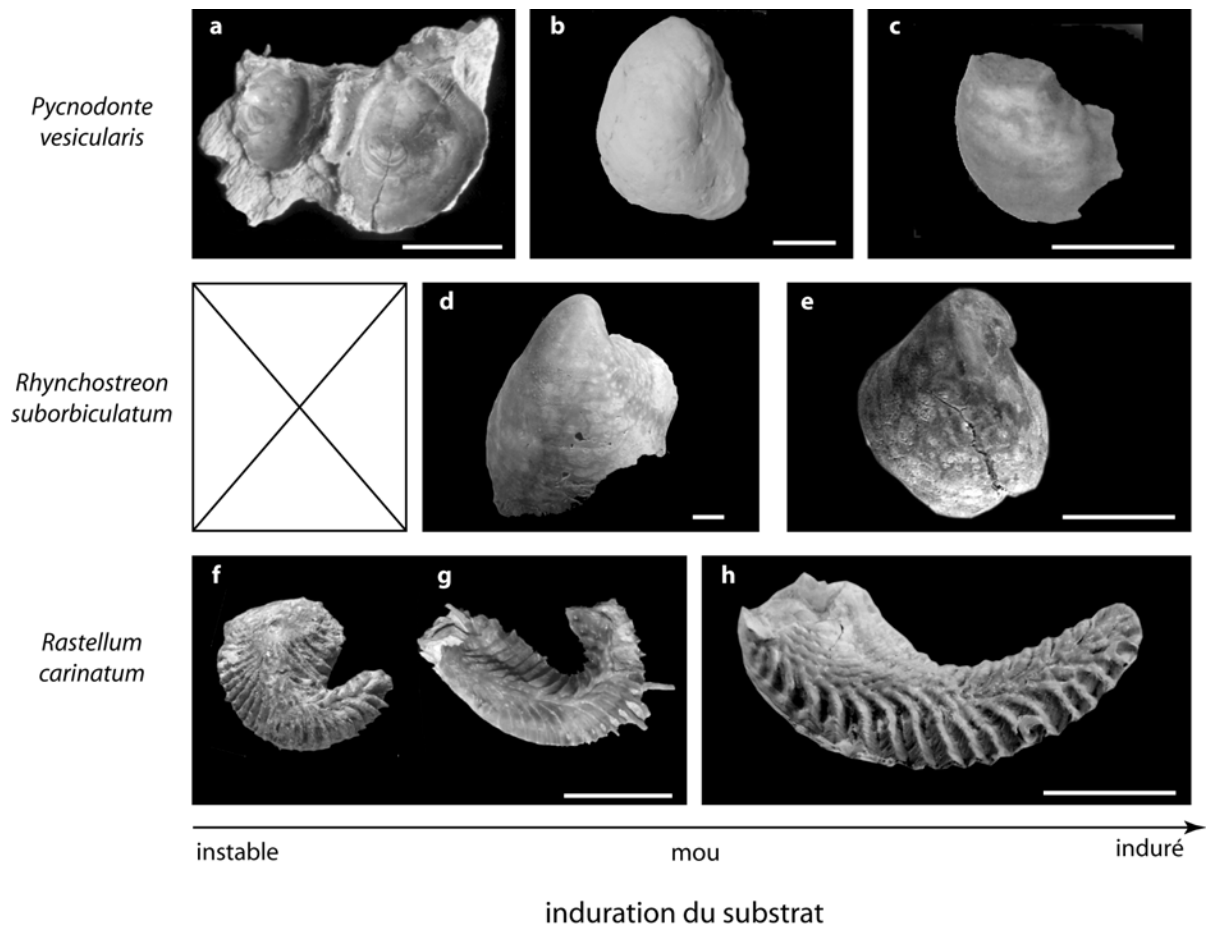


Figure 3-12 : Morphologies adoptées par différentes espèces en fonction de l'état d'induration du substratum.

a- *Pycnodonte vesicularis* var. *hippopodium* encroûtant un *Ichthyosarcolithes triangularis* (Cénomanien moyen, C2, Ile Madame). IGR 25550
 b- *Pycnodonte vesicularis* globuleux vivant librement sur une vasière carbonatée (Campanien supérieur (C VIII, Les Nonnes). IGR 25551
 c- *Pycnodonte vesicularis* présentant un premier stade xénomorphe induit par un support initial induré (Cénomanien inférieur, B1, Archingeay). IGR 25552

d- *Rhynchostreon suborbiculatum* automorphe vivant librement sur une vasière carbonatée (Cénomanien supérieur, T1, Port-des-Barques). IGR 25518

e- *Rhynchostreon suborbiculatum* présentant un premier stade xénomorphe induit par un support initial induré (Cénomanien inférieur, B2, Ile d'Oléron). IGR 25523

f- *Rastellum carinatum* trappu, lui permettant d'augmenter sa portance et de lui permettre de vivre librement sur une vasière carbonatée (Cénomanien moyen, C2, Ile Madame). IGR 25546

g- *Rastellum carinatum* développant des épines hyotes, lui permettant d'augmenter sa portance et de lui permettre de vivre librement sur une vasière carbonatée (Cénomanien moyen, C2, Ile Madame). IGR 25547

h- *Rastellum carinatum* gracile et présentant un premier stade xénomorphe induit par un support initial induré Saint-Seurin, Barbezieux Saint-Hilaire, Charente, Campanien, (Biozone CV). (coll. Villier).

échelle=1cm

A cette première variété se rajoute une deuxième forme : *Pycnodonte vesicularis* var. *hippopodium*. Leur valve gauche est presque entièrement fixée sur le substrat ou un organisme tiers, ce qui rend ces individus très plats totalement xénomorphes.

Ces différents morphotypes colonisent spécifiquement les différents types de substrats (fig. 3-12) et peuvent ainsi servir à les définir :

- les substrats les plus instables ayant été rencontrés sont paradoxalement dépourvus de formes gibbeuses et potentiellement riche en *Pycnodonte vesicularis* var. *hippopodium* (interface C1/C2 du Cénomanien supérieur de L'Ile Madame); ces dernières profitent du support des rudistes les plus tolérants aux environnements de vasière, les *Ichthyosarcolites triangularis* (Chéreau *et al.*, 1997) ; plusieurs dizaines d'huîtres peuvent coloniser un même individu alors qu'aucune forme gibbeuse ne peut s'y implanter ; sans la présence de tels « radeaux » leur développement serait impossible sur ces substrats trop instables ;
- lorsque le substrat est plus stable, la forme automorphe est prédominante ; les vasières distales crayo-silteuses du Campanien des Charentes présentent d'importantes lumachelles à *Pycnodonte vesicularis* forme gibbeuse ; ce sont dans ces environnements calmes et relativement stables que se situe leur acmé, l'absence d'individus xénomorphes indique cependant que le substrat n'est toujours pas induré ;
- l'induration progressive du substrat voit une proportion de plus en plus croissante de *Pycnodonte vesicularis* var. *hippopodium* et d'individus présentant une surface d'attache sur les premiers stades de leur croissance ; l'espèce devient cependant de plus en plus rare dans ce type d'environnement.

3.2.1.2.1.2 *Rhynchostreon suborbiculatum*

Un raisonnement similaire est applicable à *Rhynchostreon suborbiculatum* (fig. 3-12). Cette deuxième espèce très abondante se répartit majoritairement entre le Cénomanien et le Turonien. Là encore, son grand polymorphisme a amené les auteurs à la subdiviser en plusieurs variétés (Freneix et Viaud, 1986 ; Jourdy, 1924 ; Lamarck, 1806-1809 ; 1801). Leur taille fut d'abord un premier critère amenant la création de trois dénominations (*minor*, *intermedia* et *major*) correspondant à trois classes de taille (respectivement inférieure à 25mm, entre 25 et 50mm et supérieure à 50mm). Certains individus sont également ornements de petites costulations (variété *plicatula*) ou non (variété *silicea*) sur leurs premiers stades de croissance (jusqu'à la taille de 25 mm pour certains) (cf. chapitre 2). Cependant comme précédemment, le caractère principal dans l'identification et l'interprétation des discontinuités sédimentaires est la présence ou non d'un point d'attache. Cette observation est en désaccord avec Stenzel (1971) qui prétendait que *Rhynchostreon suborbiculatum* était une espèce libre durant sa vie entière.

Si les individus sont généralement automorphes, les exemples montrant une importante surface d'attache existent (B2 de l'île d'Oléron, B3 de l'Ile Madame...). Ceux-ci ont leur crochet habituellement en forme de « bonnet phrygien retourné » (d'Orbigny, 1842) tronqué sur plus de 10 mm. Malheureusement, les individus sont souvent retrouvés détachés ce qui rend l'identification de leur support difficile à définir. Parfois, ce xénomorphisme est induit par la présence d'un autre individu tant la densité des populations de *Rhynchostreon suborbiculatum* est importante. Mais dans de nombreux autres cas, il paraît raisonnable d'attribuer cette troncature à la fixation de l'individu directement sur le substratum.

Compte tenu de la faible plasticité de cette espèce, la présence de telles morphologies implique une surface particulièrement indurée (« rock ground »).

3.2.1.2.1.3 *Rastellum carinatum*

La dernière espèce présentée est *Rastellum carinatum* (fig. 3-12). Sa morphologie particulière en forme d'arc et sa commissure en zigzag rend son identification aisée dans les terrains cénomaniens étudiés. Son abondance et sa relative ubiquité permettent d'appréhender la distribution de ses différentes variantes morphologiques dans un vaste panel d'environnements de dépôt.

Les principales sources de variation morphologique sont la largeur et la hauteur du de la coquille, le développement ou non d'expansions en épine tubulaires sur la bordure de sa valve gauche (épines hyotes), la longueur du rayon de courbure qu'elle adopte lors de sa croissance et la présence éventuelle de surface d'attache. L'analyse morpho-fonctionnelle de plusieurs de ces paramètres a déjà pu être réalisée sur d'autres espèces du même groupe par Sambol et Finks (1977) et Carter (1968).

Concernant les expansions situées sur sa valve inférieure, il en ressort clairement un rôle stabilisateur. Elles peuvent servir à s'arrimer sur un objet tiers (substrat, racine,...) ou encore pour augmenter leur portance avec des épines rayonnantes sur un même plan. D'une manière générale, les individus les plus « larges » et « trapus » (c'est à dire avec un rapport [(hauteur x largeur)/épaisseur] important) réalisent également une augmentation de leur portance sans le développement de ces épines. Ces morphologies sont ainsi favorisées sur les substrats les moins indurés.

L'avantage d'un faible rayon de courbure est double dans la colonisation de tels milieux. Non seulement un individu « recroquevillé » augmente sa portance (Dumanois, 1982) mais, sa respiration et sa nutrition s'en retrouvent facilitées. Selon Sambol et Finks (1977) et Carter (1968, 1968), le courant exhalant étant centripète, il se focalise et évacue d'autant plus loin ses propres déchets tout en renouvelant l'eau environnante. Il paraît ainsi raisonnable d'imaginer une sélection préférentielle des organismes à faible rayon de courbure dans les environnements de vasière souvent pauvres en oxygène.

3.2.2 Assemblages 2D de faunes allochtones

Les assemblages 2D allochtones rassemblent par définition les assemblages où les individus n'auraient pas vécu *in situ*. Là encore, **toute interprétation synécologique de ces assemblages composites serait imprécise voir inexacte.**

Cependant, à l'inverse de leurs homologues 3D, **ces structures 2D peuvent être considérées comme rares** pour deux raisons majeures :

- les processus responsables de structures allochtones (tempêtes...) sont tels qu'ils engendrent directement des structures en 3D ;
- la biomasse produite par les ostréïdés est tellement importante que leur remobilisation s'organise généralement sous forme 3D.

Ces **surfaces sont identifiables sans ambiguïté**. Ces surfaces sont en théorie très faiblement marquées (à moins que le dépôt ne se fasse directement sur une surface d'érosion ou de non-dépôt antérieure) à l'égal des « 2D census assemblages », mais l'assemblage est totalement déstructuré et ne correspond à aucune structure de communauté.

3.2.2.1 Exemple : les lumachelles à *Pycnodonte biauriculata*

Compte tenu de la rareté de ces assemblages, un seul exemple a pu être clairement identifié entre les deux épisodes bioconstruits à *Pycnodonte* de l'Ile Madame (niveau « E ») (fig. 3-7). En effet, dans l'intervalle sableux fin à très fin sont disposés sporadiquement quelques lits à huîtres composés principalement de *Pycnodonte biauriculatum*. Celles-ci ne forment que quelques lits épars et les spécimens qui les composent sont fréquemment incomplets et fracturés. Il est possible d'imaginer que le courant, source d'apports nutritifs pour le récif sous-jacent, s'est progressivement décalé pour former d'autres colonies latéralement. Ces doubles ou triples bancs de *Pycnodonte* visibles à l'échelle de la bordure nord du bassin aquitain ne seraient être considérés comme strictement contemporains. Les quelques bancs d'individus isolés seraient alors des dépôts engendrés par des événements majeurs de type tempête qui remanieraient les colonies sous-jacentes. L'analyse sclérochronologique présentée dans le chapitre 5 reprendra l'analyse de ces deux types de lumachelle.

4 Conclusions

Les ostreïdés montrent donc leur aptitude à coloniser une grande variété d'environnements différents. Leur principale particularité est d'être intégrés en abondance à la fois dans des unités stratigraphiques en 3D (comme nombre de bivalves « classiques ») mais également sur des discontinuités sédimentaires 2D.

La différenciation entre les assemblages 2D et les assemblages 3D implique beaucoup plus qu'une simple conformation géométrique. La genèse et l'évolution de ces 2 types d'assemblages sont vraiment différentes. Il existe une relation étroite entre les différentes catégories d'assemblages 2D puisqu'il s'agit d'une évolution graduelle entre un stade initial « census assemblage » et un stade final « multi-habitat time average ». Cette évolution est inéluctable car elle dépend uniquement du temps qui est représenté par cette surface. Il n'existe pas une telle relation entre les assemblages 3D. Chacun d'eux résulte d'une mécanique différente de mise en place.

Il est important de pouvoir différencier ces assemblages car tous n'enregistrent pas le temps de la même manière. Ils peuvent être condensés et/ou victime d'un amalgame temporel ce qui peut modifier profondément la composition des paléocommunautés d'origine. Cette analyse est incontournable pour une correcte interprétation des paléoenvironnements :

- assemblages 3D et 2D « census » : ils offrent la meilleure définition paléoenvironnementale possible ; ils représentent un temps très bref, la condensation et l'amalgame temporel sont minimaux ; les discontinuités sédimentaires de ces types d'assemblages peuvent être globales mais souvent très régionales ;
- assemblages 3D et 2D within habitat time average (victime d'un amalgame temporel de populations issues d'un même habitat) : bien qu'ils n'offrent pas la même résolution que les assemblages précédents, aucun biais n'est introduit dans l'interprétation environnementale, que celle-ci s'effectue sur l'abondance relative des taxons, leur diversité ou les types de catégories trophiques (Fürsich et Aberhan, 1990) ; il est possible d'attribuer sans ambiguïté un type d'environnement donné à une tranche de temps ; cet intervalle de temps correspond à la durée de l'amalgame temporel mais celui-ci reste souvent très difficile à évaluer ;

- assemblages 3D et 2D multi habitat time average (victime d'un amalgame temporel de populations issues d'habitats différents): ces sont les assemblages les plus difficiles à cerner ; l'amalgame temporel dont ils sont victimes est lui aussi difficile à évaluer et le mélange des faunes ne permet pas de reconstituer précisément les conditions environnementales d'après l'analyse synécologique des espèces qu'ils contiennent ;
- assemblages allochtones : l'aptitude qu'on certaines huîtres à encroûter une surface n'est pas généralisable ; de nombreuses huîtres ne sont fixées qu'au début de leur vie ou ne préfèrent que des substrats meubles sableux ou vaseux ; ces assemblages sont généralement en 3 D et ont pour origine des facteurs majoritairement abiotiques ; l'analyse de tels assemblages ne permet pas de reconstitution paléoenvironnementale précise mais pourrait permettre de réaliser une synthèse des environnements régionaux, d'estimer la proximité et la diversité des milieux alentours.

Les espèces les plus ubiquistes possèdent une grande plasticité morphologique leur permettant de s'adapter à différents grades d'induration du substratum. Au-delà des critères classiques utilisés en taphonomie, cette caractéristique peut servir de référentiel pour caractériser ces surfaces et permettre d'estimer l'importance du temps enregistré. Leur ubiquité permet par ailleurs d'établir une échelle de mesure valable sur toute la plateforme. Trois grades d'induration du substratum (instable, mou ou dur) peuvent être mis en évidence en fonction de la morphologie adoptée par les huîtres ubiquistes colonisant cette surface ou tout autre support (claste, organisme...).

Chapitre IV

Distribution et organisation séquentielle des faciès à ostréidés

Distribution et organisation séquentielle des faciès à ostréidés

1 Introduction

La reconstitution des paléoenvironnements n'est véritablement performante que lorsque le taux de fossilisation des organismes utilisés est maximal. A ce titre, les huîtres constituent, au sein des mollusques bivalves, un groupe exceptionnel dans la mesure où elles sont toujours fossilisées avec leur coquille quand les autres mollusques (bivalves ou gastéropodes) qui leur sont associés dans les gisements fossilifères sont réduits à l'état de répliques ou de moules internes (quand ils ne sont pas totalement détruits).

De plus, comme tout les éléments du benthos, les ostréidés sont particulièrement sensibles aux variations environnementales, notamment au taux d'induration de leur substrat (cf. chapitre 4). Cette sensibilité, qui conditionne à l'origine la structure géométrique de leurs populations, se retrouve largement exprimée dans la configuration spatiale de leurs assemblages fossiles. L'organisation géométrique de leur accumulation peut être ainsi soit tridimensionnelle, avec une répartition au sein même du sédiment (à l'"intérieur" d'un banc) soit bidimensionnelle, avec une implantation à la surface du sédiment (fond ferme, voire « durci »). Dans le cadre des reconstitutions paléoenvironnementales utilisant les ostréidés comme marqueurs, les changements de milieux se traduisent donc non seulement dans les proportions des espèces et de leurs morphotypes dans les assemblages, mais aussi dans l'arrangement géométrique de ces assemblages. Il s'agit dans ce chapitre de comprendre quels sont les mécanismes régissant la distribution des assemblages, des espèces et des morphotypes d'ostréidés. Cette étude comprend trois niveaux d'intégration.

- (1) La distribution morphoécologique des ostréidés et de leurs assemblages est confrontée avec les variations séquentielles relevées sur le terrain (de la paraséquence à la séquence de dépôt du 3^{ème} ordre). Des analyses séquentielles préalables ont donc été effectuées pour les trois tranches de temps étudiées (Cénomano-Turonien des Charentes (SO France), Campanien supérieur des Charentes (SO France) et Néogène terminal des bassin de Sorbas et Vera (SE Espagne)). Cette approche est réalisée pour rendre compte de l'impact de la dynamique sédimentaire sur l'installation des ostréidés et sur la constitution de leurs assemblages fossiles (2D ou 3D).
- (2) Ensuite, un modèle qualitatif de la distribution autécologique des ostréidés est établi en fonction des principaux paramètres environnementaux abiotiques identifiés (agitation du milieu, bathymétrie, nature et degré d'induration du substratum, oxygénation, turbidité, salinité). Ces différentes espèces se partagent ainsi une palette d'environnements très diversifiés, chacun d'entre eux pouvant être marqué par des écophénotypes particuliers ;
- (3) Enfin, l'analyse de cette distribution est complétée par l'étude de quelques interactions fortes qui peuvent exister entre les huîtres et quelques principaux organismes associés.

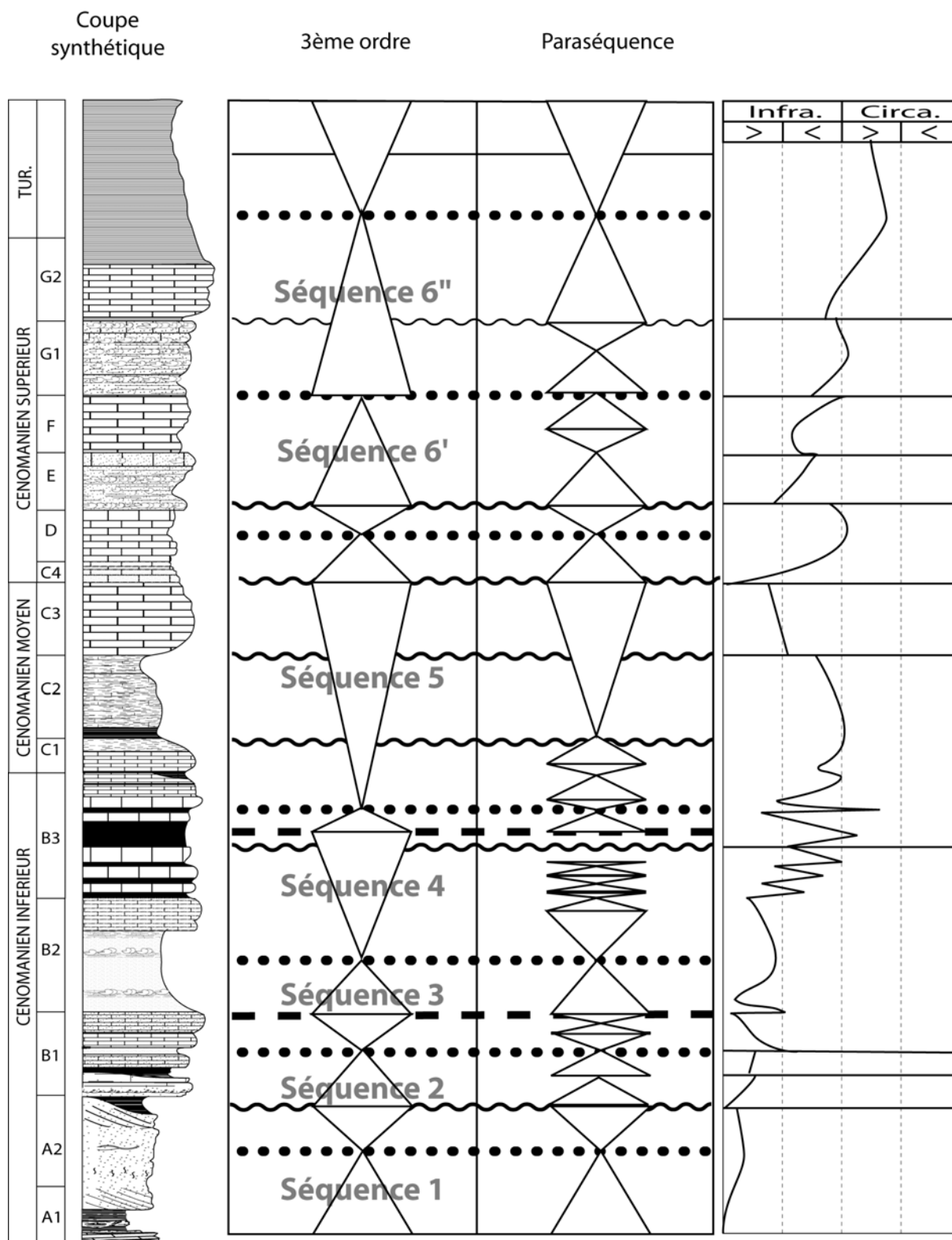


Figure 4-1 : Interprétation séquentielle du Cénomano- Turonien nord-aquitain.

2 Analyse séquentielle des terrains étudiés

2.1 Analyse du Cénomanién

2.1.1 Evolution séquentielle du Cénomanién

La formation cénomaniénne peut être résumée comme une longue phase transgressive d'environ 5 Ma. Elle constitue la première partie d'un cycle appartenant à la grande séquence T/R cémano-turonienne du second ordre (Hardenbol *et al.*, 1997). Ce cycle basse fréquence est asymétrique. Il comprend une partie transgressive de 5 Ma (Cénomanién-Turonien basal), une partie stable de près de 1,5 Ma (Turonien inférieur-moyen) et une phase régressive de 3,5 Ma (Turonien supérieur-Coniacien inférieur).

Plusieurs essais dans le découpage de demi-cycle transgressif du second ordre ont été réalisés (Hardenbol *et al.*, 1997 ; Néraudeau *et al.*, 1997 ; Gale, 2001...). En effet au moins deux types de cycles d'ordre inférieur peuvent être définis (fig. 4-1) : les cycles de l'ordre du million d'années (3^{ème} ordre) et les unités génétiques. Les cycles de l'ordre du million d'années sont définis à l'échelle régionale entre deux maxima d'inondation (MFS). L'ordre de grandeur de leur durée est obtenu en divisant la durée des sous-étages du Cénomanién par le nombre de séquences (3,1 Ma pour le Cénomanién inférieur, 1,1 pour le Cénomanién moyen et 1,2 pour le Cénomanién supérieur, Hardenbol *et al.*, 1997). Ils sont au moins au nombre de six.

- **Séquence 1** : cette séquence enregistre la remontée progressive du niveau marin sur le plateau continental jurassique. Elle est principalement marquée par le développement d'importants dépôts sableux, qui sont influencés par un régime tidal. Ces unités se situent à l'interface des domaines continentaux et marins. Le maximum d'inondation délimitant le sommet de séquence se localise au milieu de la sous-unité A2. La très bonne préservation des barres estuariennes suggère une période de forte création d'espace disponible.
- **Séquence 2** : ce cycle correspond à la fin de la sous-unité A2 et à la base de B1. Le début de la progradation est marqué par un retour prononcé des alternances d'argiles et des sables d'influences deltaïques. La FS, difficilement localisable, est située dans les argiles laguno-continentales A2. L'apparition des barres carbonatées à orbitolines (B3) témoigne de l'ennoiment du bassin et d'un passage à des conditions environnementales marines franches et ouvertes.
- **Séquence 3** : elle correspond à la fin de sous-unité B1 et à la première partie de B2. Ce cycle, ainsi que le suivant, présente un motif stratigraphique particulier : un système carbonaté grano-croissant progradant, surmonté par un système terrigène de plus en plus marin vers le haut. Les corrélations diagaphiques avec la région de Saintes/Cognac montrent que les faciès terrigènes passent en partie à des faciès carbonatés gréseux de domaine marin ouvert. L'inversion de tendance progradation/rétrogradation (FS) se trouve donc bien à l'intérieur du système terrigène. La fin de la phase progradante (prisme de bordure de plateforme) correspond à des replats de marées, des lacs temporaires... ayant menés à une émergence probable à proximité immédiate du site de Fouras Vauban (à l'interface B1/B2) (Vullo, 2002). La MFS délimitant la partie supérieure de ce cycle correspond à la partie médiane de B2 et est marquée par la présence d'échinides spatangues du genre *Mecaster* sur la coupe de l'Ile d'Oléron (Néraudeau, com. pers.).

- **Séquence 4** : cette séquence correspond globalement à la fin de la sous-unité B2 et à l'ensemble de B3. Cette dernière sous-unité est généralement composée d'une alternance de niveaux calcaires de relativement agités et de niveaux argileux très calmes. Chacune de ces alternances peut être considérée comme un cycle de plus haute fréquence. Les marqueurs paléoenvironnementaux sont assez rares dans les calcaires, mais la faune contenue dans les argiles indique un approfondissement de plus en plus prononcé au cours de la séquence. Il paraît cependant important de remarquer que les quatre premiers environnements de plateformes carbonatées sont situés en position plus distale que leurs intercalaires argileux respectifs. En effet, selon le schéma paléo-géographique établi par Platel (1989), les coupes les plus distales (comme celle de l'Ile d'Oléron) voient disparaître ces intercalaires argileux au profit d'un développement plus important des barres carbonatées oolithiques.
- **Séquence 5** : elle correspond à l'unité C et à la partie basale de D. Ce cycle présente de nombreuses particularités. Vers l'est et vers le sud, l'unité C1 montre un épaississement important, tandis que les faciès péri-récifaux C2 et C3 demeurent isopaques. La discontinuité C3/C4 apparaît comme une discontinuité majeure avec le développement des faciès particuliers de C4 (cf. Ile Madame). Régionalement, cette discontinuité est associée à des faciès variés : (1) accumulation de débris de rudistes (Oléron, Jonzac), (2) lits de galets de Quartz (Saint-André de Lidon)... Deux interprétations sont possibles : (1) la limite C3/C4 est une limite de séquence majeure (surface de non-conformité avec suppression d'espace disponible) avec développement d'un prisme de bas niveau vers le sud ; (2) la limite C3/C4 est une surface de ravinement majeure, la limite de séquence se situant alors à la limite C1/C2 (surface de non-conformité sans suppression d'espace disponible). Un scénario du type (2) est privilégié du fait de l'absence d'indice d'émersion au sommet de C3 et de la difficulté de mettre en évidence un prisme de bas niveau en sub-surface. Les faciès péri-récifaux C2-C3 appartiendraient alors à un prisme de bordure de plateforme.

Cette grande séquence pourrait être subdivisée en deux cycles d'ordre inférieur, avec un maximum d'approfondissement (particulièrement marqué à l'Ile Madame) caractérisé par le développement d'une faune de vasière carbonatée à échinides spatangues (*Mecaster Periatere*), à rudistes et à huîtres à la base de la sous-unité C2. Cette surface ne semble cependant pas bien s'exprimer à l'échelle régionale.

- **Séquence 6** : ce cycle correspond aux unités D (sommet), E, F, G et à la base des marnes de Port-des-Barques. Il pourrait être subdivisé en deux cycles, mais l'absence de changements majeurs de système sédimentaire semble les attribuer à des cycles d'ordre supérieur (durée inférieure). Dans l'hypothèse inverse, elle pourrait être découpée comme suit :
 - une première séquence débiterait par le développement des bioconstructions à *Pycnodonte biauriculata* (unité E) en position relativement peu distale ; la disparition du détritisme au cours de leur édification indique qu'elles se réalisent au cours d'une phase globalement transgressive ; le développement de deux bioconstructions sur le site de l'Ile Madame peut être interprété comme un processus autocyclique : ce double banc n'a en effet pas pu être retrouvé sur les coupes de Roulet et St Estephe ; cette transgression s'achève dans l'unité F ;

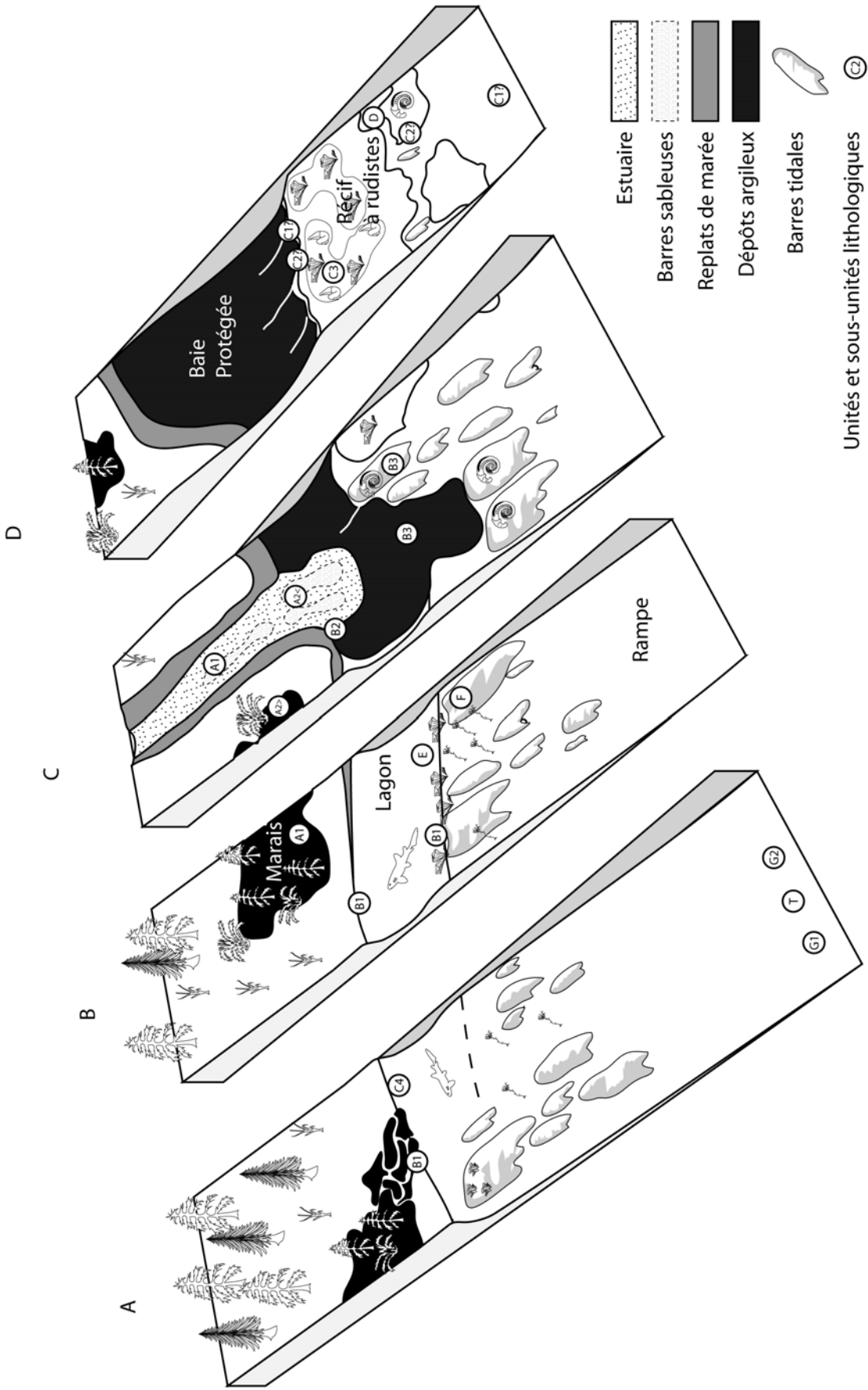


Figure 4-2 : Evolution des profils de dépôt du Cénomaniens nord-aquitain.

- une deuxième séquence contiendrait la surface maximale d'inondation du second ordre ; l'intervalle transgressif est particulièrement bien développé puisqu'à Port-des-Barques le milieu de dépôt varie de l'étage infralittoral inférieur (marno-calcaires de G1) au circalittoral médian (marnes de G2) ; la re-carbonatation progressive en sommet de G2 marque un retour tout aussi graduel à un environnement moins profond ; il est possible de découper l'importante phase transgressive en deux paraséquences plus fines ; la séparation (MFS) correspondrait à l'apparition des *Pycnodonte vesicularis* au cœur des lumachelles de G1 (visible à Port-des-Barques).

2.1.2 Evolution des environnements et des profils de dépôts

D'après les descriptions des coupes données dans le chapitre 4, le Cénomaniens charentais peut être considéré comme une plateforme mixte silici-carbonatée. Il existe alors une relation très forte entre la morphologie des systèmes de dépôts et la nature des organismes carbonatés qui la compose. Or, puisque le développement de ces derniers est lié à de nombreux paramètres (luminosité, turbidité des eaux, quantité de nutriments disponible, bathymétrie *s.l...*), la morphologie du profil de dépôt n'est évidemment pas stable au cours du temps.

D'après l'analyse de la plateforme carbonatée nord-aquitaine, il a été reconnu au moins quatre types de profils de dépôt (présentés en fig. 4-2) oscillant entre deux grands pôles, à savoir un profil de plateforme ouverte et un profil de plateforme barrée.

Le profil ouvert (fig. 4-2-A). Il se met en place dès le Cénomaniens basal, avec l'apparition du faciès B3. Ces dépôts présentent un grand nombre de barres carbonatées bioclastiques très agitées (et donc édifiées dans des contextes très exposés) et des barres tidales sous aquatiques (Ile Madame, Ile d'Aix...). L'absence de lagon se caractérise par l'apparition immédiate de niveaux d'argiles continentales à chacune des régressions marines. Ces argiles peuvent être cependant potentiellement connectées à la mer (à titre exceptionnel) étant donné la présence de quelques dinoflagellés dans ces niveaux (Moreau, 1993).

Le profil barré (fig. 4-2-D). Une des originalités du Cénomaniens charentais est la co-existence de deux systèmes sédimentaires différents : un système terrigène plutôt continental et un système carbonaté, marin ouvert. Ces systèmes se développent grâce à la mise en place d'une barre carbonatée à l'image de la côte du sud-est de la Floride actuelle, au sud de Miami (Keys Islands et Everglades).

Les faciès carbonatés forment une rampe marine appuyée sur des hauts-fonds non émergents qui protègent un domaine marin où s'accumulent des argiles (vasières) passant progressivement à une côte plane à marées. Son optimum de développement se réalise au cours du Cénomaniens moyen, lors de la mise en place des plateformes bioconstruites à rudistes. Ces dernières s'implantent sur l'héritage topographique des barres carbonatées oolitiques de la sous-unité B3. Cet environnement est particulièrement bien exprimé sur la coupe de l'île d'Oléron.

La profondeur maximale de la rampe marine est de 60 à 80 mètres (circalittoral supérieur). A partir de la transition Cénomaniens moyen / Cénomaniens supérieur, les dépôts sont influencés par les tempêtes au détriment des marées (D) et les hauts fonds bioclastiques sont remplacés par des faciès péri-récifaux à rudistes (C2-C3).

Les faciès argileux protégés des vagues sont des vasières de quelques dizaines de mètres de profondeur (intercalaires argileux de la sous-unité B3) passant progressivement à des

replats de marées (zone intertidale, « tidal flats ») ou à des estuaires (sous-unité B2). Ceux-ci présentent une évolution entre des faciès amont (interne) à faibles influences marines et des faciès aval (externe) à fortes influences marines. La plaine côtière est constituée de lacs temporaires et de probables marais tout comme pour le profil « ouvert ».

Entre ces deux grands pôles, il est possible de reconnaître deux profils intermédiaires en fonction de l'influence du domaine marin et de l'importance du développement de la barre carbonatée.

Le profil intermédiaire plutôt ouvert (fig. 4-2-B). Ce type de profil semble se développer à plusieurs reprises au cours du Cénomaniens. On le rencontre au Cénomaniens basal, en particulier dans les « faluns » d'Archingeay et de Cadeuil (Vullo *et al.*, 2003). Ces coupes se développent dans un contexte environnemental suffisamment ouvert pour permettre de générer un faciès bioclastique grossier mais montrant également le développement de petites bioconstructions à rudistes faisant office de pseudo-barres. Cette protection sert alors de zone abritée pour le développement d'une nurserie à sélaciens (Vullo, *et al.*, 2003),

Le profil intermédiaire plutôt fermé (fig. 4-2-C). La rampe marine est dominée par l'activité des marées (construction de barres tidales sous-aquatiques) et dans une moindre mesure par les tempêtes. Le haut fond est construit par le déferlement de la houle. Sa profondeur est donc de quelques mètres. C'est une plateforme barrée semblable à celle précédemment décrite, mais n'ayant pas connue le développement d'importantes faunes à rudistes. Ce type de profil de dépôt se développe particulièrement à la fin du Cénomaniens inférieur dans la sous-unité B3 avec des hauts-fonds représentés par les barres carbonatées à *Ichthyosarcolithes* et des intercalaires argileux représentant les domaines internes plus profonds.

2.1.3 Comportements remarquables de certaines espèces d'ostréidés au sein de ces variations séquentielles

2.1.3.1 *Rhynchostreon suborbiculatum*

Rhynchostreon suborbiculatum constitue, dans le Cénomaniens nord-aquitain, la majorité de la biomasse en ostréidés. De part cette omniprésence, son étude est en mesure de traduire les variations du taux de sédimentation. Cette propriété sera expliquée plus spécifiquement dans la partie « Géométrie des assemblages et définition des surfaces stratigraphiques remarquables ».

2.1.3.2 Les *Rastellum*

Les *Rastellum* sont un groupe d'ostréidés vraiment particuliers qui furent l'objet d'une importante étude autécologique par Carter (1968). Comme il l'a déjà été rappelé, cette étude a pu démontrer que l'espèce *Rastellum carinatum* possédait des aptitudes particulières pour survivre en contexte très calme grâce à :

- ses épines latérales, qui peuvent la stabiliser sur un substrat mou ;
- sa courbure, qui augmente sa portance et permet de créer un courant exhalant centripète plus concentré pour une meilleure évacuation des déchets en l'absence de courants ;
- sa commissure en zigzags qui augmente la surface d'ouverture pour une entrée de courant inhalant plus importante tout en diminuant l'angle d'ouverture entre les deux valves (et ainsi se prémunir de l'intrusion de prédateur et/ou de particules trop importantes).

De plus, en raison de l'absence de chambre promyaire, elles ne sont pas incubantes. Leurs œufs, de petite taille, sont donc déchargés massivement dans l'océan. Les larves nécessitent alors pour leur implantation, une grande stabilité du milieu et des eaux claires (Freneix et Viaud, 1986). Elles seraient ainsi plus sensibles aux changements de conditions environnementales et seraient contraintes de coloniser les milieux les plus calmes et les moins turbides (Jablonsky et Lutz, 1980). Cette hypothèse se vérifie-t-elle dans le Cénomaniens charentais ?

Tout d'abord, ces espèces d'huîtres (*R. carinatum* et *R. diluvianum*) sont les plus abondantes, après *Rhynchostreon suborbiculatum*, dans les coupes cénomaniennes. Leurs implantations dans un grand nombre d'assemblages révèlent qu'elles ne sont pas aussi fragiles que ce qui a pu être envisagé dans les études précédemment citées. Cependant, à une certaine échelle, les réserves émises par leurs auteurs semblent se vérifier à plusieurs reprises dans les coupes étudiées :

- les milieux carbonatés B1 (Piédemont, Ile d'Aix, presque île de Fouras...), aux faciès très bio-clastiques, témoignent a priori d'une certaine agitation du milieu ; les *Rastellum carinatum*, y sont bien représentées, bien qu'elles se concentrent préférentiellement au niveau des hard ground ; cette concentration progressive et conjointe d'autres organismes aux abords de ces discontinuités sédimentaires témoigne d'une baisse générale de l'hydrodynamisme et du taux de sédimentation ; la colonisation des *Rastellum* est donc bien favorisée dans les niveaux aux eaux plus claires et plus calmes ;
- les vasières carbonatées du Cénomaniens moyen (sommet de C1, base de C2) sont un autre exemple ; la présence de milieux de vasières profondes (ceux ci étant soulignés par la présence de spatanges de type *Periaster*), probablement légèrement anoxiques, témoigne d'un environnement très calme ; ce manque d'agitation combiné au faible taux de sédimentation au Cénomaniens (entre 10 et 15 m/Ma) peut sous-entendre que cet environnement ne présente pas d'évidences d'eaux turbides ; toutes ces caractéristiques semblent donc conformes au bon développement du groupe des *Rastellum* ;
- l'un des environnements permettant le développement important des *Rastellum diluvianum* se situe à l'interface des sous-unités C3 et C4, à cette période, se mettait en place une grande régression marine de troisième ordre (jusqu'à une probable exondation), provoquant alors un déficit en sédiment ; ces arrêts de sédimentation et surtout l'absence d'eaux turbides est une fois de plus profitable au groupe des *Rastellum*.

Le maximum d'abondance des *Rastellum* se situe donc préférentiellement aux abords des grandes discontinuités sédimentaires. Ce phénomène peut s'expliquer par une baisse du taux de sédimentation spectaculaire, et donc une concentration particulière des fossiles dans ces milieux. Néanmoins, en considérant la proportion relative des espèces, il semble clair que plus le taux de sédimentation diminue, plus le groupe des *Rastellum* prend de l'importance. Pour être rigoureux, ce n'est donc pas la baisse du taux de sédimentation en elle-même qui conditionne l'implantation massive des *Rastellum*, mais bien la baisse du taux de particules en suspension.

L'utilisation de cette particularité en stratigraphie séquentielle pourrait cependant être intéressante. Des proportions particulièrement fortes en *Rastellum* pourraient permettre de mettre en évidence certaines baisses du taux de sédimentation, comme dans les exemples

précédemment cités. Si en théorie ces changements de taux sont également décelables chez les autres groupes, cela reste en pratique très difficile à observer : (1) les comptages de diversité sont dépourvus de protocole universel et les seuls données disponibles fournissent encore actuellement des résultats affectés d'une reproductibilité moyenne (chapitre 2) ; (2) ces changements de concentrations en faunes sont soumis à de nombreux paramètres biotiques (maladies, importance des cohortes...) ou abiotiques (apport des sédiments, oxygénation, turbidité, salinité, températures...) difficilement décelables ou séparables.

Ce groupe ne saurait cependant pas rendre compte de tous les cas possibles. L'absence de sédimentation en contexte de transit (« by-pass ») ou dans tout autre contexte agité où les eaux seraient turbides, ne pourrait être mise en évidence par ce groupe.

2.2 Analyse du Campanien

2.2.1 Evolution séquentielle du Campanien

Le Sénonien (Coniacien-Maastrichtien) est le siège d'un nouveau cycle T-R de second ordre. Plus développé que le premier cycle céno-mano-turonien, il s'étale sur près de 24 Ma. Il comporte une courte phase transgressive durant le Coniacien et le Santonien, une phase relativement stable durant le Campanien inférieur et une importante phase régressive du Campanien supérieur au Maastrichtien terminal.

L'interprétation séquentielle de cet ensemble est difficile à appréhender, du fait du manque de faciès tranchés ou de discontinuités sédimentaires majeures. Le découpage du Campanien en séquences de 3^{ème} ordre retenu dans cette étude (fig. 4-3) est celui réalisé par Platel (1996). Il propose une subdivision en 5 séquences grâce à sa large analyse du Campanien sur toute la bordure nord du Bassin Aquitain. La portion étudiée, limitée au Campanien supérieur charentais, ne porte donc plus que sur deux cycles et demi.

- (1) Le premier cycle SE (nomenclature définie par Platel, 1996) est incomplet. Seul un demi-cycle régressif est visible dans le C IVa. La transition C III/C IV correspond alors à la fois à la surface d'inondation maximale de cette séquence du 3^{ème} ordre, mais aussi à celle située à l'échelle du 2^{ème} ordre. Cette surface observable en base de coupe de Barzan se caractérise par un faciès marneux très homogène, riche en glauconie probablement d'origine primaire (Villier, 1996). Il s'ensuit une alternance de bancs calcaires décimétriques séparés par des vires plus marneuses. La faune affiliée à des environnements moins profonds (foraminifères benthiques, ostracodes, huîtres...) réapparaît alors progressivement et souligne le caractère régressif de la série.
- (2) Le second cycle SF s'étend du C IVb à la transition C V/C VIa. A l'échelle du second ordre elle poursuit globalement la régression amorcée depuis le C III. Sa phase transgressive s'étale sur les deux tiers du C IVb. La phase régressive débute à la fin du C IVb et s'achève à la transition C V/C VIa.

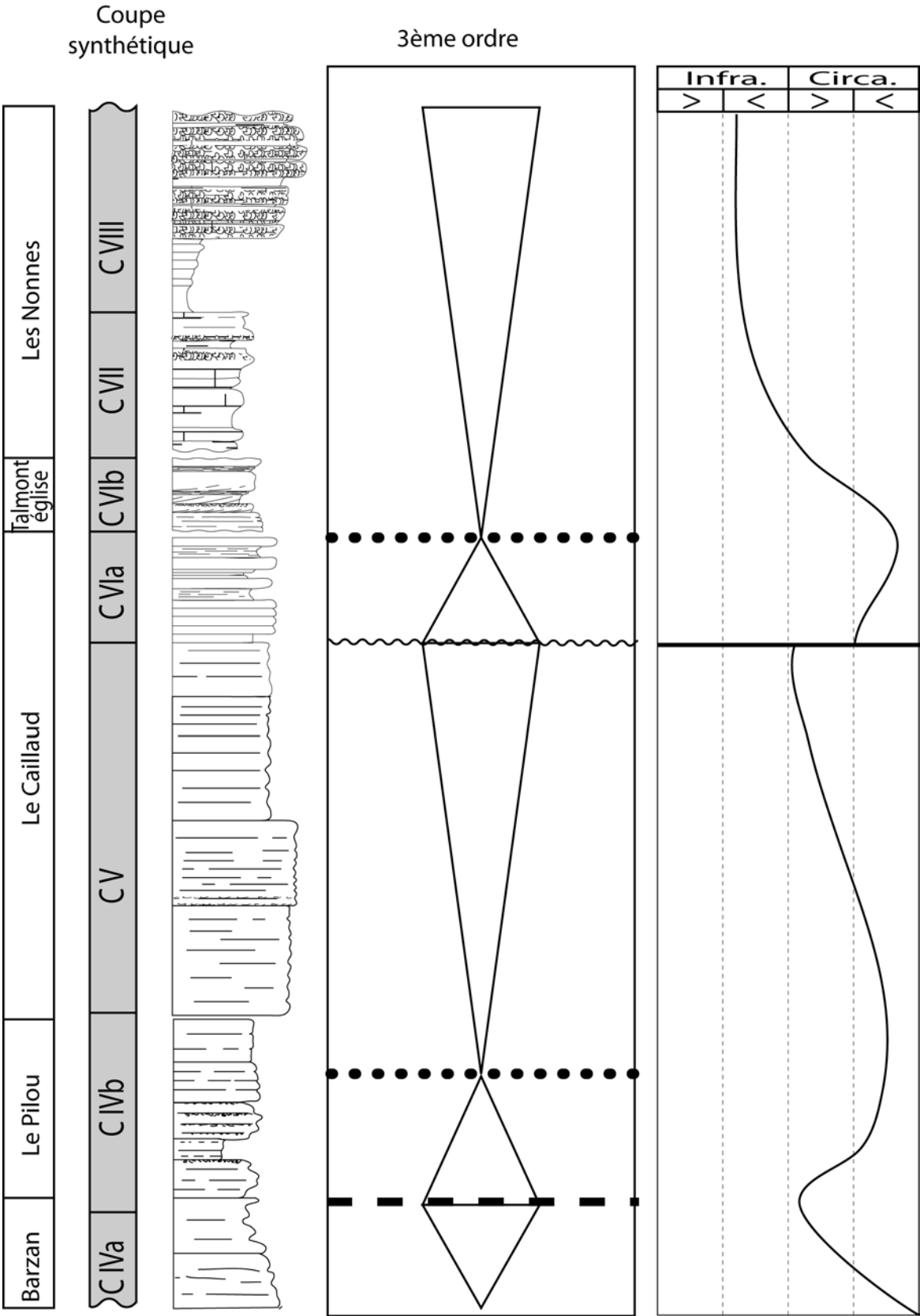


Figure 4-3 : Interprétation séquentielle du Campanien supérieur Nord Aquitain.

- (3) Le troisième et dernier cycle SG s'étend du C VIa au C VIII. La phase régressive à l'échelle du second ordre s'accélère au point de créer de véritables changements dans les environnements bio-sédimentaires qui la composent. Les faciès sont nettement plus bioclastiques et présentent de nombreuses figures sédimentaires. La faune est également renouvelée avec l'apparition progressive de nombreux rudistes (*Praeradiolites alatus*, *Praeradiolites saemanni*, *Bournonia bournoni*, *Lapeirousia jouanneti*...), de foraminifères benthiques, d'astérides (Villier, 1996) etc... Sa phase progradante est de courte durée, mais très prononcée. La surface d'inondation maximale se situe à la transition C VIa/C VIb. Par la suite s'installe une lente régression qui s'achève à l'interface C VIII/C IX.

2.2.2 Comportements remarquables de certaines espèces d'ostréidés au sein de ces variations séquentielles

2.2.2.1 La compétition *Pycnodonte vesicularis* / *Ceratostreon pliciferum*

La majorité des assemblages observés dans le Campanien supérieur de Charente-Maritime est dominée par d'importantes lumachelles à *Pycnodonte vesicularis* et *Ceratostreon pliciferum*. Ces deux espèces constituent à elles seules, en moyenne, plus de 93% des assemblages d'ostréidés. Les pics d'abondance en huîtres sont alors bien souvent provoqués par l'explosion de ces deux espèces et en particulier par *Pycnodonte vesicularis* qui reste majoritaire dans 97 assemblages sur les 124 étudiés (figs 2-16, 17, 18, 19, 20, 21).

Ces deux espèces se distribuent assez vastement sur toute la plateforme, dans des environnements compris entre l'étage infralittoral inférieur (biozones C VIII des coupes d'Archiac, de Suzac, des « Nonnes », de l' « Escalier » et des « Carrelets ») et l'étage circalittoral inférieur (Biozone CIII, C IV des coupes de « Barzan plages » et de la « falaise du Pilou » et biozone C V de la « falaise du Caillaud »). Néanmoins, sur toute la série campanienne, il est possible d'observer une importante cyclicité dans la proportion relative de *Pycnodonte vesicularis* et de *Ceratostreon pliciferum*. Ce signal apparaît comme un réel reflet de changements environnementaux et non comme un biais induit par l'échantillonnage : lorsque ces mesures sont réalisées sur des coupes proches situées dans des tranches de temps contemporaines, il est possible d'observer une reproductibilité de ce signal. Ce phénomène s'observe clairement sur les coupes appartenant à la biozone C VIII.

Déterminer le paramètre environnemental régissant la distribution de ces deux espèces sur un profil de dépôt est assez complexe puisque ne semble pas reliée directement à une simple répartition bathymétrique comme pour de nombreuses espèces.

- (1) *Ceratostreon pliciferum* peut dominer des assemblages situés soit dans des environnements considérés comme profonds (biozone C V de la falaise du Caillaud), soit au contraire très proximaux (base de la biozone C VIII sur la coupe de l' « Escalier »).
- (2) Il ne s'agit pas non plus d'une acmé réduite de *Pycnodonte vesicularis* à des environnements intermédiaires, car elle est majoritaire dans les assemblages localisés au sommet de la biozone CV (niveau « e » de la falaise du Caillaud ; fig. 2-17) correspondant au maximum d'approfondissement du cycle SF de troisième ordre (riche en *Echinocorys*).

Ces associations ne peuvent donc être directement analysées en termes de fluctuations bathymétriques et variations séquentielles du niveau marin.

Le manque d'informations précises sur les conditions environnementales des différentes coupes ne permet pas encore de conclure sur ce sujet. Elles pourraient être attribuables à de légères variations de paramètres abiotiques, tels que l'oxygénation des eaux, sa température, sa teneur en nutriment, l'induration du substratum...

Pour conclure, il paraît cependant important de ne pas trop porter attention sur les fluctuations les plus mineures (à l'échelle de l'unité génétique). Si ces légères fluctuations, souvent inférieures à 5%, pourraient évidemment être reliées aux paramètres responsables des fluctuations plus importantes, elles pourraient également être induites par (1) un biais dans l'échantillonnage, ou (2) des fluctuations micro-environnementales locales.

2.2.2.2 *Ceratostreon pliciferum* et les groupes « traces »

En plus des deux espèces évoquées (*Pycnodonte vesicularis* et *Ceratostreon pliciferum*), il est possible de recenser dans le Campanien quatre autres espèces, à savoir *Hyotissa semiplana*, *Rastellum carinatum*, *Rastellum deshayesi* et *Agerostrea ungulata*. Bien que fréquentes dans de nombreux faciès, elles peuvent être qualifiées d'espèces « traces » si l'on considère leur faible proportion générale dans les divers assemblages étudiés.

Il faut tout d'abord se méfier de l'apparente radiation de ces espèces dans certains niveaux. La hausse de leur pourcentage dans l'assemblage est à pondérer par la densité de chacun d'eux. Dans de nombreux cas, cette augmentation relative ne reflète qu'une simple baisse d'abondance des deux espèces dominantes (*Pycnodonte vesicularis* et *Ceratostreon pliciferum*). Plusieurs exemples de ce type ont pu être observés, tels que dans la troisième barre de CIVb de la falaise du Pilou, dans la dernière barre du CIVb de la falaise du Caillaud, dans le dernier banc de la falaise d'Archiac, dans le dernier assemblage de la plage de Suzac...

Néanmoins, dans de nombreux autres cas, le développement de ces groupes se produit sans baisse significative des deux espèces majoritaires. Plus encore, ces espèces tendent à se développer en association avec *Ceratostreon pliciferum*. Plus les *Ceratostreon* prennent de l'importance, plus les chances de voir se développer des groupes traces sont importantes. Ces espèces ont donc un domaine d'extension commun. Un tel exemple est ainsi clairement mis en évidence sur les falaises de la commune de Mescher (fig. 4-4 ; coupes des « Nonnes », de l'« Escalier » et des « Carrelets » ; figs 2-19). Si l'on considère que toutes les lumachelles identifiées sont synchrones à l'échelle de ce kilomètre d'affleurement, il est possible d'observer l'implantation d'une colonie d'*Agerostrea ungulata* et de suivre son évolution dans la falaise. On s'aperçoit qu'elle réalise un mouvement migratoire, d'abord du Sud-Est au Nord-Ouest (de l'« Escalier » aux « Nonnes ») puis du Nord-Ouest au Sud-Est (des « Nonnes » à l'« Escalier »). Cet aller-retour réalisé au sein d'une séquence de troisième ordre, considérée comme régressive et monotone, semble révéler l'existence d'une séquence de plus haute fréquence. Si l'on considère que l'espèce *Agerostrea ungulata* possède une acmé dans un environnement plus proximal que *Pycnodonte vesicularis*, il est alors possible de confirmer la tendance régressive puis transgressive déjà pressentie par les proportions relatives de *Ceratostreon* et *Pycnodonte*. Plus encore, cela permet de confirmer que ces changements environnementaux se réalisent dans une tranche bathymétrique très faible rarement atteinte dans les coupes campaniennes étudiées.

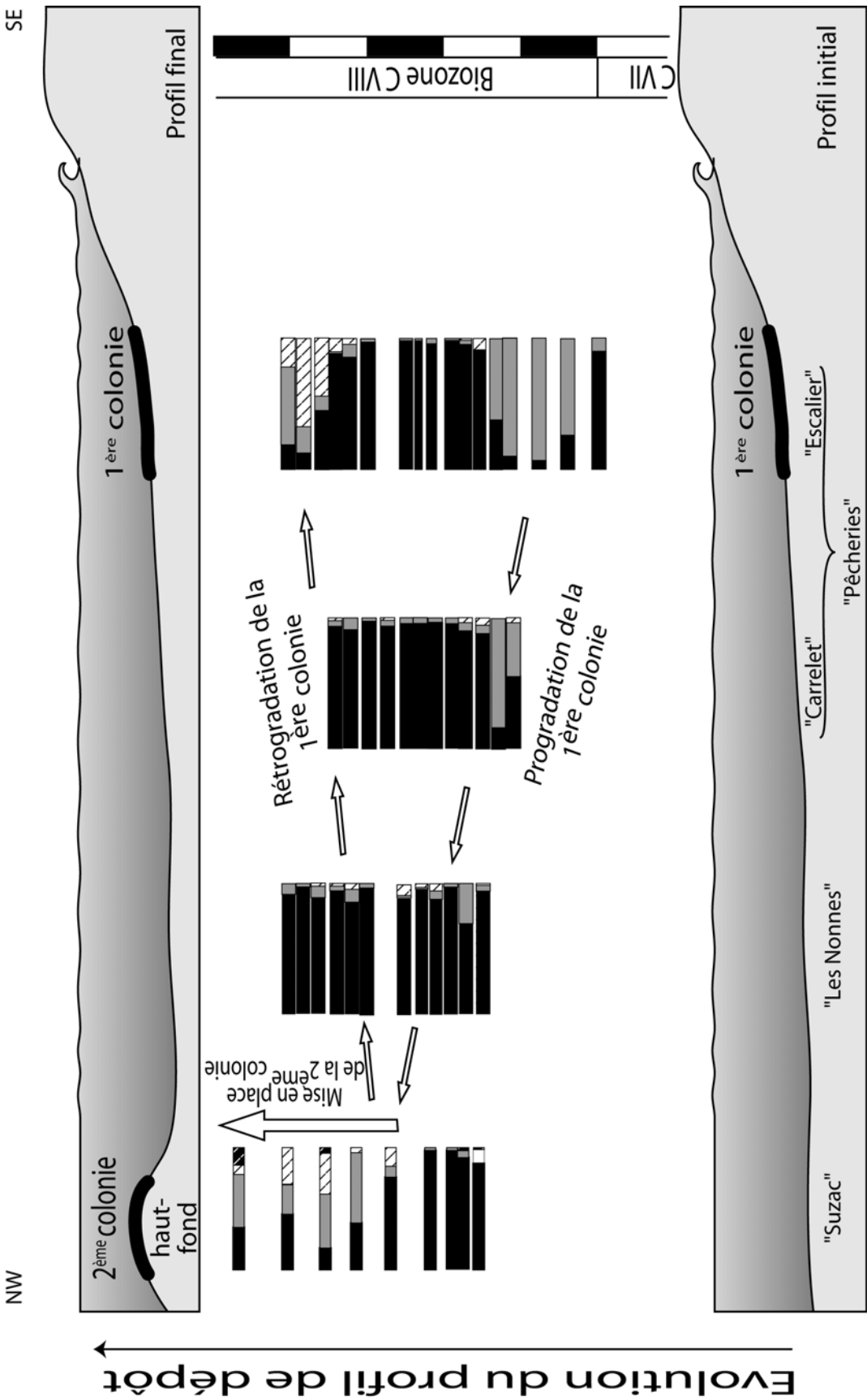


Figure 4-4 : Migration des faunes campaniennes dans la biozone CVIII.

Du point de vue de la paléogéographie locale, cela permet également de réorienter le profil de dépôt jusqu'alors globalement disposé le long d'un axe SW-NE (Platel, 1989), avec un pôle marin situé au NW et un pôle continental au SE.

La coupe de Suzac est également particulière. Située au nord-est des trois coupes précédemment décrites, elle voit apparaître la colonie à *Hyotissa semiplana*, *Rastellum carinatum*, *Rastellum deshayesi*, *Agerostrea ungulata*, et *Ceratostreon pliciferum* à la fin de la biozone C VIII. Cette apparition semble jusqu'alors normale puisqu'elle coïncide avec la fin de la régression décrite dans les trois premières coupes de Meschers. Cependant, après un début du retrait de cette colonie dans la phase transgressive, il est possible de remarquer la persistance de quelques individus sur ce site. Partant de cette population « souche », il est alors possible d'observer le développement d'une seconde colonie dans la dernière partie de la biozone C VIII. Compte tenu des exigences bathymétriques supposées pour le développement d'une telle colonie, cela témoigne de la mise en place d'un haut fond sur cette coupe distale de Suzac. Les riches faunes associées, constituées essentiellement de gastéropodes, de petits coraux solitaires et de rudistes, semblent concordantes avec cette hypothèse de mise en place d'un environnement pré-récifal exposé.

2.3 Analyse séquentielle du Néogène final

2.3.1 Analyse séquentielle du Néogène final

La dynamique sédimentaire et structurale du bassin néogène andalou étant principalement contrôlée par des mouvements tectoniques locaux, les modèles de stratigraphie séquentielle simples sont difficilement applicables pour décrire les variations eustatiques. D'après Conesa (1997), les dépôts formés depuis le membre Azagador (le « calcaire à Algues » de la Formation de Turre) jusqu'aux dépôts fluviatiles clôturant les édifices coralliens, s'inscrivent dans un cycle de troisième ordre correspondant à l'intervalle transgressif contenant la surface de transgression Me1 définie par Hardenbol et al (1997). Un découpage plus fin peut cependant être réalisé.

L'épisode pré-évaporitique peut être subdivisé en plusieurs cycles de plus haute fréquence :

Les calcaires à algues (Formation de Turre, membre Azagador) montrent à leur base une forte tendance régressive, avec le passage graduel entre les marnes livides distales (Formation de Chozas) et les niveaux très bio-clastiques proximaux riches en *Clypeaster*. Cette formation est ensuite brutalement ré-ennoyée au vu de l'important développement de marnes bleues (Formation de Turre, membre Abad). Le caractère discontinu des bancs, pourtant très semblables, contrôlé principalement par des processus autocycliques, complique un éventuel découpage précis de ce membre.

Les calcaires bio-clastiques pré-récifaux présentent un premier ensemble transgressif enregistré par une série de corps, eux aussi globalement progradants. Ils sont clairement identifiables, sur la première partie des coupes de La Mela et Cerro de Los Lobos. Ces unités sont généralement érosives (surfaces observables à La Mela) et également très condensées. Il devient alors difficile d'en estimer le nombre exact. Au moins trois unités sont visibles sur les coupes de Los Lobos et la Mela.

La suite de la série est composée par plusieurs unités à tendance globalement régressive. Elle débute par un maximum d'approfondissement visible (soulignés par la présence des *Amussium* et des *Brissopsis*) en base de coupe de Cerro Mandras. Cette rétrogradation est

marquée sur cette même coupe par un minimum de quatre cycles d'ordre supérieur. Les coupes de La Mela et Los Lobos présentent également dans leur partie terminale plusieurs bancs détritiques composés d'une faune caractéristique d'environnements très proximaux avec notamment de nombreux *Clypeaster altus*, des *Gigantopecten* et de nombreuses *Ostrea lamellosa* (Lacour *et al.*, 2002 ; Videt et Néraudeau, 2002).

La plateforme bioconstruite à édifices coralliens constituant un haut niveau marin à fait l'objet d'une étude stratigraphique séquentielle haute résolution par Braga et Martin (1996). Cet ensemble globalement progradant est formé d'une série de douze corps progradants (voir légèrement aggradants). Chacun de ces sous-ensembles permet de définir un deuxième découpage séquentiel plus fin de l'ordre de 0,36 Ma chacun (Braga et Martin, 1996) sur la base de travaux magnétostratigraphiques et biostratigraphiques compilés par Gautier *et al.*, (1994).

Il s'en suit alors une importante phase régressive caractérisée par le « célèbre » épisode évaporitique messinien (Coupes de Los Yesos). Cet épisode est néanmoins marqué par plusieurs phases de ré-ennoiment non négligeables au vu de la faune d'organismes d'affinité circalittorale qui y furent trouvées. Au moins quatre périodes de remise en eaux ont été ainsi clairement identifiées.

2.3.2 Comportement remarquable de certaines espèces d'ostréidés au sein de ces variations séquentielles

2.3.2.1 La compétition entre *Ostrea lamellosa* et *Crassostrea gryphoides*

Ostrea lamellosa et *Crassostrea gryphoides* sont les deux espèces les plus proximales qui puissent être trouvées d'après l'étude des environnements étudiés. Bien qu'*Ostrea lamellosa* semble avoir une aire de répartition beaucoup plus large que *Crassostrea gryphoides*, elles couvrent cependant à elles deux un grand nombre d'environnements infralittoraux supérieurs. Parfois séparées, parfois associées, elles semblent rentrer en compétition dans ce domaine environnemental. Elles peuvent toutes deux supporter d'importantes dessalures et peuvent également s'étendre jusqu'à la limite infralittoral/circalittoral. Il s'agit alors de comprendre quelles sont les règles régissant cette compétition entre les deux huîtres.

D'après une étude réalisée dans le Tortonien supérieur, Jimenez *et al.* (1991) ont pu mettre en évidence des différences dans la distribution de ces deux genres selon des critères de qualité du substratum. Les *Ostrea* était plutôt affiliées à des substratums de nature très grossière à conglomératique, alors que les *Crassostrea* se seraient installées sur les substrats les plus fins. Ce phénomène s'observe très clairement sur la coupe messinienne de Los Lobos où les *Ostrea lamellosa* se localisent dans des milieux conglomératiques à micro-conglomératiques alors que les *Crassostrea gryphoides* colonisent préférentiellement les niveaux silteux et sableux. Leurs conclusions sur la distribution de ces huîtres sur un profil de dépôt siliciclastique de type rampe range les *Crassostrea* en position plus distale que les *Ostrea*.

Si la présente étude ne remet pas en cause les observations faites par ces auteurs, elle démontre par la suite que l'interprétation en terme de distribution sur le profil de dépôts est erronée. La distribution de ces huîtres dans l'actuel n'est pas régie par la simple nature du substratum. Toutes deux sont capables de s'implanter tant en contexte très boueux (ex : le secteur de Marennes-Oléron), que sur un substrat très induré (ex : sur un platier rocheux ou sur les collecteurs artificiels d'ostréiculture). Cependant, bien qu'appartenant à la même

famille et vivant globalement dans le même habitat, les représentants actuels de ces deux genres présentent tout de même de réelles différences sur leur biologie et leur écologie. Deux facteurs environnementaux permettent de mieux comprendre les modalités de cette distribution :

- (1) **Les larves ne s'implantent pas dans les mêmes contextes hydrodynamiques.** Si la présence de courants permanents est importante pour leur nutrition (Galtsoff, 1964), leur oxygénation et l'évacuation de leurs excréments (Lund, 1957), les larves de *Crassostrea* sont cependant très sensibles à de trop forts courants, gênant leur fixation sur le substratum. C'est ce seul et unique facteur qui est responsable du déficit d'implantation des *Crassostrea* dans les environnements conglomératiques de haute énergie.
- (2) **les espèces ne supportent pas les mêmes gammes de salinité.** Si ces deux taxons d'huîtres peuvent supporter une vaste gamme de salinité (entre 18 et 40 ‰ pour les deux espèces), l'optimum de développement des *Ostrea edulis* se situe aux alentours de 35 ‰ alors que *Crassostrea virginica* préfère des gammes de salinités légèrement inférieures (entre 28 et 35 ‰). De plus, elle ne déclenche sa ponte qu'entre 23 et 25 ‰. Ce caractère fondamental contredit alors profondément l'interprétation de Jimenez *et al.* (1991) qui placent les *Crassostrea* en position plus distale.

Si l'on devait positionner les *Crassostrea* sur un profil de dépôt classique, elles se situeraient en position globalement plus proximale que les *Ostrea lamellosa*. Lorsque ces dernières, en raison de leur grande possibilité d'adaptation, réussissent à s'implanter plus haut, ce n'est que parce que les conditions hydrodynamiques étaient défavorables aux *Ostrea*. Cette différence d'interprétation sur la disposition de ces organismes sur le profil de dépôt est fondamentale pour la bonne compréhension des séquences de dépôts dans les analyses futures.

2.3.2.2 La compétition entre *Ostrea lamellosa* et les *Neopycnodonte*

Les *Ostrea lamellosa* et les *Neopycnodonte* (qu'il s'agisse de *N. cochlear* ou de *N. navicularis*, qui ont été définies comme deux chrono-espèces) sont les deux groupes les plus présents dans les coupes du Néogènes terminal. En moyenne, elles représentent à elles seules plus de 75 % des spécimens présentes toutes coupes confondues. On comprend alors l'importance d'étudier la répartition spécifique de ces deux groupes, puisque la majorité des assemblage d'ostréidés est composée exclusivement de ces deux genres (54 assemblages sur 72 étudiés, figs 2-22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30).

Ostrea lamellosa se présente comme une espèce se répartissant depuis les environnements les plus proximaux soumis à d'occasionnelles dessalures (Cerro de Los Lobos), jusqu'à des pieds de cône assez profonds en domaine circalittoral supérieur (Las Roderas). A l'inverse, si les *Neopycnodonte* peuvent parfois se rencontrer en contexte infralittoral supérieur (Las Roderas), elles affectionnent plutôt les environnements infralittoraux inférieurs (la majorité des coupes) à circalittoraux (Los Yesos, El Pilarico). Il existe donc un domaine transitoire où les deux espèces vont entrer en compétition et se relayer.

Un tel exemple est particulièrement bien exprimé sur la coupe de La Mela. Lors de la deuxième séquence globalement transgressive, il est possible d'observer une substitution progressive de *Ostrea lamellosa* par *Neopycnodonte navicularis*. Cette disparition totale dans un environnement qui ne peut être cependant qualifié que de circalittoral supérieur, indique qu'il existe une réelle compétition entre ces deux espèces. Dans la deuxième partie de

séquence, le phénomène inverse va se produire lors de la régression progressive du niveau marin, à savoir une disparition des *Neopycnodonte* au profit des *Ostrea*.

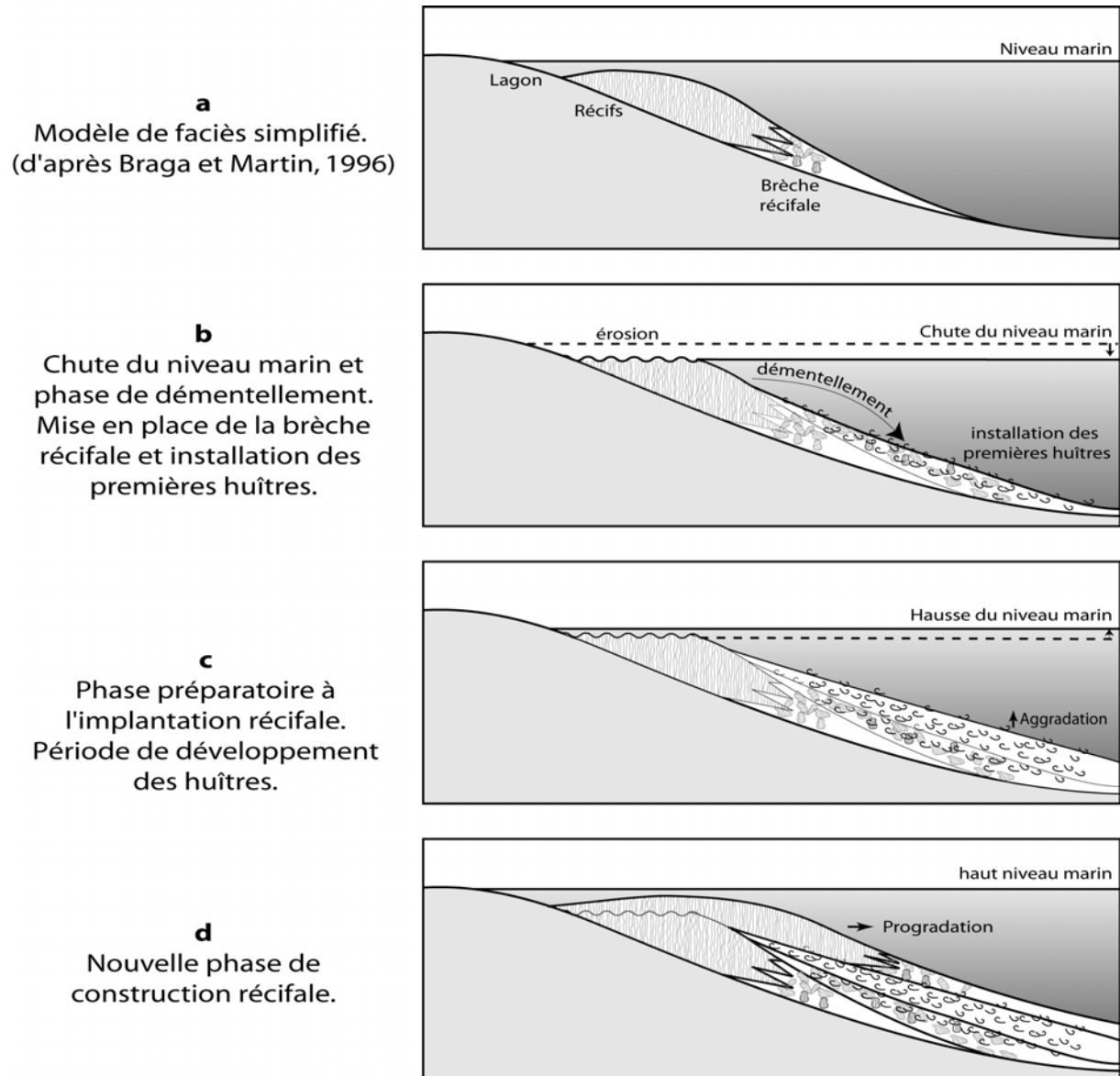


Figure 4-5 : Schéma d'implantation des huîtres dans une série récifale progradante.

Si cet exemple est particulièrement représentatif, ce type observation se répète à de nombreuses reprises sur les coupes du Néogène supérieur (Paso de Almocazar, Los Lobos, Cerro Mandras...). Les huîtres permettent ainsi de mettre en évidence de nombreuses séquences haute fréquence ou paraséquences sur le simple comptage et la comparaison des proportions relatives de l'une ou l'autre espèce d'un banc à l'autre d'une série. Elles sont donc en cela un bon outil, facilement utilisable pour un découpage séquentiel du Messinien.

2.3.2.3 Les *Ostrea lamellosa* en contexte de plateformes récifales progradantes

L'étude de la coupe du Ravin de La Lava révèle une mise en place cyclique d'environnements à huîtres : leur implantation se situe de manière récurrente dans chacune des nouvelles séquences de corps progradants de la plateforme bioconstruite à édifices coralliens.

La reconstitution séquentielle de ces dépôts passe par la définition d'un modèle de dépôt. Celui établi par Braga et Martin (1996) (fig. 4-5a) est utilisé ici, bien qu'aucune zone de lagon n'ait été reconnue en aval de la bioconstruction (comme l'avait déjà noté Conesa, 1997). Il est composé de :

- une zone de lagon (non observée) ;
- une zone de construction récifale ; c'est un assemblage quasi mono-spécifique à *Porites* ; sa base est constituée de petits bancs décimétriques de colonies digitées avant d'être recouverte d'un banc massif pluri-décimétrique à métrique ; cette colonie de forme sigmoïde s'étale sur plusieurs dizaines de mètres de long ;
- une zone de brèche récifale ; il s'y dépose principalement les débris de la colonie située plus en amont ; c'est une zone de brèches composée essentiellement de blocs récifaux, d'*Halimeda*, de serpules et de quelques huîtres et *Pecten* ;
- une partie distale à la sédimentation plus fine, essentiellement de type calcirudite à calcarénite.

Les six unités définies sur cette coupe présentent globalement le même type d'organisation. Il est ainsi possible de reconnaître successivement :

- **une phase préparatoire à l'implantation des récifs** (fig. 4-5c) : elle est annoncée par le développement de nombreuses huîtres ; compte tenu de la proximité de ces milieux, seules les *Ostrea lamellosa* parviennent à s'y implanter, leur substrat peut être indifféremment un bloc de *Porites* issu d'une brèche récifale, une vase silteuse comblant les interstices de la brèche ou encore un faciès silto-sableux s'étant développé lors d'une trop longue phase non bioconstruite ;
- **une phase de construction récifale en contexte légèrement aggradant puis progradant** (fig. 4-5d) : s'appuyant directement ou non sur les huîtres sous-jacentes, cette phase d'implantation se déroule souvent en plusieurs temps ; l'induration du substratum amorcée par l'implantation des ostréidés est souvent insuffisante pour le développement d'une colonie récifale massive pluri-décimétrique voir métrique ; comme énoncé lors de la définition du profil de dépôt, la colonie de madréporaires est souvent marquée dans un premier temps par le développement décimétrique de *Porites* digités ; ce n'est que dans un second temps que la colonie massive peut réellement s'y

implanter ; cette colonie se trouve fréquemment terminée par une surface d'érosion très aplanie créée lors de la phase de démantèlement suivante ; ainsi, si aucune de ces colonies ne dépasse plus d'un mètre d'épaisseur à l'affleurement, il faudrait rajouter tout le produit de cette érosion pour se rendre compte de leur développement originel ;

- **une phase de démantèlement du récif** (fig. 4-5b) : la chute du niveau marin vient tuer la colonie par une hausse de l'hydrodynamisme ; une importante surface d'érosion très plane est alors fréquemment observable (fig. 2-27 a) ; dans la partie plus en aval, viennent se déposer les produits de ce démantèlement ; la brèche récifale qui en résulte est cependant indifférenciable de celle de l'unité sous-jacente bien que celle ne soit pas issue des mêmes mécanismes ; dès cet instant débute la recolonisation des autres organismes et en particulier des huîtres *Ostrea lamellosa* dont les facilités d'implantation en contextes agités ont déjà été discutées.

Le rythme d'implantation des huîtres correspond à la fréquence des cycles dans lesquels elles se trouvent, soit environ de 0,36 Ma (estimation réalisée par Braga et Martin, 1996). Les huîtres observées se situent principalement entre le début de la chute du niveau marin (phase de démantèlement du récif) et le début de la phase d'aggradation réalisée lors de la remontée eustatique (phase préparatoire à l'implantation du récif). Elles semblent cependant nettement plus concentrées dans cette dernière partie.

Cette succession itérative huîtres/*Porites* s'exprime particulièrement bien sur la coupe du Ravin de la Lava. Par contre ce phénomène n'est pas observable sur la coupe du Ravin de Vereda (la plus étudiée de la littérature). Ces premières observations sont donc à confirmer par la multiplication des terrains d'étude.

2.4 Géométrie des assemblages et définition des surfaces stratigraphiques remarquables

2.4.1 Principe

L'organisation géométrique des assemblages d'ostréidés peut également être révélateur des variations séquentielles du niveau eustatique.

L'abondance des coquilles dans un niveau et donc la morphologie globale de l'assemblage résulte du bilan de deux facteurs que sont le taux de sédimentation et l'apport de coquilles (production *in situ* ou apport extérieur). Cette relation est donc complexe puisque chacun de ces deux facteurs peut varier indépendamment et est fonction de paramètres multiples et variés.

Si les mécanismes régissant l'apport des coquilles sont abondamment discutés dans le reste de cette étude (remobilisation des coquilles par des agents biotiques ou abiotiques, environnements préférentiels de développement des espèces, prolifération de ces dernières...), il s'agit ici de considérer les variations du taux de sédimentation et leurs incidences sur la géométrie et l'organisation des assemblages.

Suivant les fluctuations de ces taux de sédimentation et dans l'hypothèse d'un taux d'apport coquillier constant, Kidwell (1986, 1991) a pu établir une classification des concentrations coquillières). Il serait ainsi possible de distinguer quatre grands types de géométrie d'assemblages (fig. 4-6) :

- **les assemblages de type I** : ces assemblages résultent d'une diminution progressive du taux de sédimentation ; les coquilles se retrouvent alors progressivement concentrées et forment des assemblages 3D de plus en plus condensés et denses ; ce

taux de sédimentation évolue jusqu'à un apport nul de sédiment, créant alors une surface particulière, siège de l'implantation d'un assemblage de type 2D (ex : encroûtement de hard ground) :

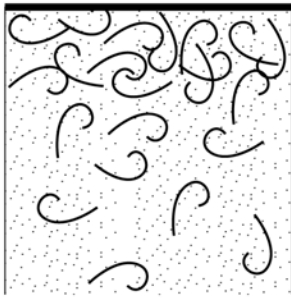

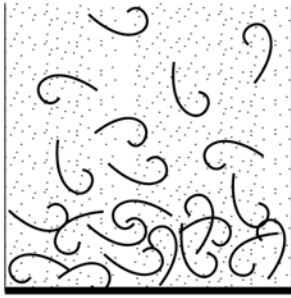
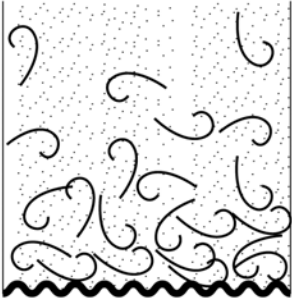
| | | Taux de sédimentation minimal | |
|------------------------------------|--------------|--|--|
| | | Nul (non-dépôt) | Négatif (érosion) |
| Variation du Taux de sédimentation | Diminution | Type I  0 + | Type II  - + |
| | Augmentation | Type III  + 0 | Type IV  + - |

Figure 4-6 : Modalités de répartition des dépôts coquilliers en fonction du taux de sédimentation. Le taux de production des coquilles est supposé ici comme constant (d'après Kidwell, 1986).

- **les assemblages de type II** : ces assemblages ont la même origine que les assemblages de type I (à savoir une diminution progressive du taux de sédimentation) mais s'achèvent par une surface d'érosion ; ces assemblages sont donc uniquement à considérer comme des assemblages 3D ; aucun assemblage de type 2D ne peut s'implanter en surface sans rapidement être dégradé puis décapé ;
- **les assemblages de type III et IV** : ces assemblages sont respectivement le résultat d'une dynamique inverse des types I et II ; le taux de sédimentation est alors en constante augmentation ; ces assemblages constituent progressivement des assemblages en 3D et reposent respectivement sur une surface de non-dépôt ou une surface d'érosion.

Ces surfaces sont donc toutes, en théorie, caractérisées par une forte concentration coquillière. Les huîtres, en tant que principales représentantes de ces assemblages, devraient pouvoir caractériser à elles seules ces différents cas de figure. De plus, puisque ces surfaces

d'érosion et de non-dépôt sont classiquement utilisées en stratigraphie séquentielle pour découper le remplissage sédimentaire, il paraît alors important d'observer la morphologie de ces assemblages pour caractériser ces différentes unités. Plusieurs exemples sont ainsi clairement identifiables dans les séries cénomaniennes des Charentes (fig. 4-7).

- Exemples d'assemblages de type I : deux assemblages sont identifiables dans la sous-unité B1 sur la coupe de Piédemont. Il est clairement possible de voir une concentration progressive des organismes dans les assemblages 3D jusqu'à l'avènement de l'assemblage 2D ; ces assemblages correspondent respectivement à une surface d'inondation maximale du troisième ordre et une surface d'inondation d'une paraséquence.
- Exemples d'assemblages de type II : les intercalaires argileux de la plateforme carbonatée B3 peuvent être assimilés à de tels assemblages. Comme définis, ces intercalaires se chargent progressivement en faune (et particulièrement en *Rhynchostreon suorbiculatum*) avant d'être interrompus par l'arrivée de barres carbonatées oolithiques. Ces dernières, témoignant d'un environnement fortement agité, ravinent les assemblages argileux tendres sous-jacents. Ces surfaces peuvent être interprétées comme des surfaces de transgression créées lors de la remontée du niveau eustatique.
- Exemples d'assemblages de type III : l'unité F montre la mise en place d'une lumachelle dominée par *Rhynchostreon suborbiculatum*. Celle-ci s'implante après un arrêt net de sédimentation qui pourrait être attribuable à la surface d'inondation de la paraséquence située dans cette unité F.
- Exemples d'assemblages de type IV : les huîtres de la base de la sous-unité B1 d'Archingeay (dominée encore une fois par *Rhynchostreon suborbiculatum*) reposent clairement sur une discontinuité sédimentaire érosive. La partie basale de cet assemblage est fortement concentrée en huîtres avec de plus de 100 individus par Kg de sédiment. Cette concentration diminue alors progressivement pour atteindre une moyenne de quelques dizaines d'individus seulement par Kg de sédiment au sommet de ce même banc. Ce dernier niveau, fortement marin et très ouvert, marque alors le maximum d'approfondissement à l'échelle d'une paraséquence.

- Enfin, de nombreux assemblages remarquables restent indéfinis. Plusieurs niveaux présentent une forte concentration d'organismes sans qu'il soit possible d'y observer distinctement une évolution quelconque (augmentation ou diminution) de densité en faune. La faible vitesse de sédimentation (estimable en moyenne de 10 à 15 m/Ma) pourrait expliquer ce phénomène. L'enregistrement sédimentaire étant très concentré, les variations graduelles du taux de sédimentation y seraient d'autant plus difficiles à lire. Il est cependant possible de remarquer que plusieurs exemples de ce type sont ainsi visibles sur la figure 4-7.

De nombreux exemples mériteraient également d'être étudiés dans les séries campaniennes. La remarquable rythmicité des dépôts tend à démontrer la présence de multiples paraséquences de type Milankovitch. Chacun des emboîtements de quatre bancs sur la coupe de la falaise du Pilou est cependant marqué par l'apparition d'un pic d'abondance en ostréidés à leur sommet ou à leur base (correspondant ainsi respectivement à des assemblages de type I et III). Les études séquentielles actuelles manquent cependant d'argument pour confirmer cette hypothèse, quantifier la fréquence de leur signal et définir la polarité de ces changements eustatiques.

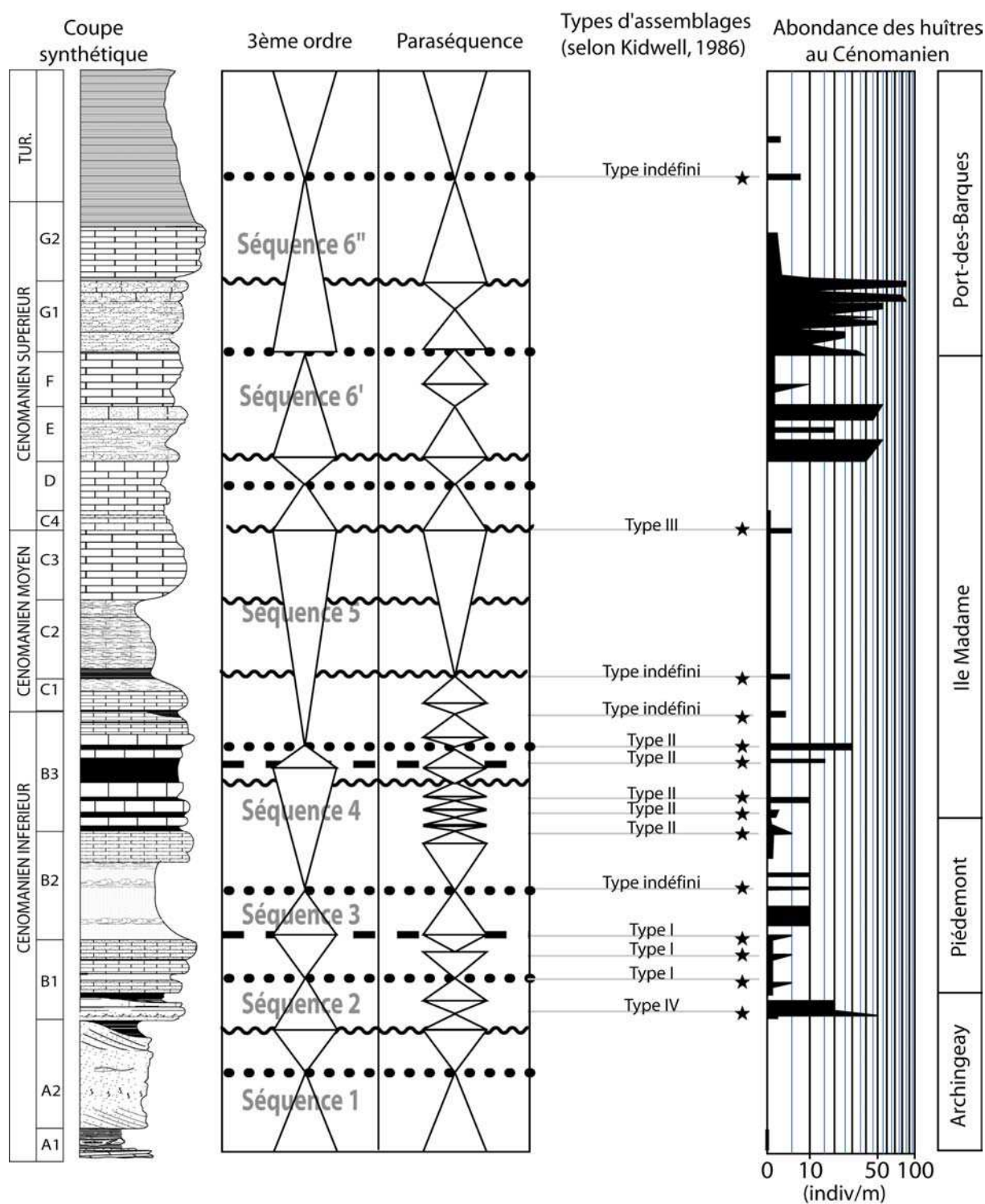


Figure 4-7 : Abondance des huîtres et découpage séquentiel.
Chacune des étoiles représente des moments ou les pics d'abondance en ostréidés correspondant à des surfaces stratigraphiques remarquables.

2.4.2 Limite de validité

Il est cependant possible d'émettre plusieurs réserves sur l'utilisation de ces assemblages dans le découpage séquentiel :

- si ces assemblages permettent de mettre en évidence l'existence de surfaces remarquables, ils ne permettent cependant pas de les identifier ; elles peuvent correspondre indifféremment à une surface d'inondation maximale, une surface de non-conformité et surface d'inondation ;
- la réponse des ostréidés est inégale et empêche a priori toute hiérarchisation des limites de séquence de dépôts ; l'abondance des ostréidés dans une limite de séquence de 3^{ème} ordre est hétérogène (fig. 4-7) ; les assemblages localisés dans la sous-unité cénomaniennne B3 de l'Ile Madame, répondant à des variations eustatiques de plus haute fréquence, peuvent avoir localement des densités de population supérieures ;
- toutes les surfaces stratigraphiques remarquables ne sont pas surlignées par de tels types d'assemblages ; de tels exemples sont observables dans les sous-unités cénomaniennes C2/C3 et D ;
- les assemblages présentant des morphologies analogues aux différents types définis par Kidwell (1986, 1991) ne sont pas tous interprétables en terme de variation du taux de sédimentation ; l'augmentation progressive en densité coquillière des lumachelles de l'unité E du CénoManien supérieur ne reflète en fait qu'un changement d'espèce dans la composition de l'assemblage (remplacement progressif de *Pycnodonte biauriculata* par *Rhynchostreon suborbiculatum*).

Une raison majeure semble à l'origine de ces différents problèmes. Chaque espèce possède une aptitude propre à occuper l'espace qui lui est offert dans un environnement bio-sédimentaire donné. Il faudrait donc, en théorie, toujours se référer à la même espèce dans des environnements semblables. Heureusement, la majorité des assemblages est fréquemment dominée par une espèce ubiquiste et très prolifique. Cette observation est vraie pour *Rhynchostreon suborbiculatum* au CénoManien, *Pycnodonte vesicularis* et *Ceratostreon pliciferum* au Campanien supérieur et *Ostrea lamellosa* et *Neopycnodonte navicularis/cochlear* au Néogène terminal. Cette « uniformisation » des assemblages d'ostréidés permet donc, à une certaine échelle, de les considérer comme de puissants marqueurs de surfaces stratigraphiques remarquables.

Il est cependant nécessaire de coupler ces observations avec une analyse des milieux environnant pour confirmer ou infirmer les soupçons sur la présence d'une limite remarquable. Cette analyse peut se réaliser grâce à la compréhension des modalités de distribution autécologique et synécologique des espèces d'ostréidés.

3 Distribution autécologique des ostréidés (figs 4-8 et 4-9)

La compréhension de la distribution des espèces sur un profil de dépôt théorique est une étape indispensable pour toute reconstitution environnementale et dans l'analyse séquentielle qui pourrait en découler. Cette troisième partie vient donc reprendre les caractéristiques générales de ces espèces quant à leur modalité d'implantation par rapport à des critères écologiques principalement abiotiques (salinité, oxygénation, agitation du milieu, nature du substratum, bathymétrie...). De cette manière, il devrait être possible de repositionner ces organismes sur tous les types de profils de dépôt imaginables.

| | Salinité | | Oxygénation | | | Turbidité | | | Nature du Substratum | | | | | | | | | induration du substratum | | | Agitation | | |
|---|----------------------------------|--------------------------------|-------------|---------------|--------|-----------|---------|--------|----------------------|------|---------|--------|------------------|-------------|-------|-------|---------|--------------------------|-------|--------|-----------|---------|--------|
| | euryhaline marine (18-40 PSU) | sténohaline marine (35 PSU) | normale | légère anoxie | anoxie | forte | moyenne | faible | encroutement | bois | rocheux | galets | sables grossiers | sables fins | silts | mares | argiles | mou | ferme | induré | forte | moyenne | faible |
| ● Apprécié ● Tolère ? Indéterminé * Exondation temporaire supportée | | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | |
| | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ? | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● |
| | | ● | ● | ● | | | | | | ? | ? | ? | ? | ● | | | | ● | ● | ● | ● | | ● |
| | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ? | ● | ● | ● | | ● |
| | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | | ● |
| | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | | ● |
| | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | | ● |
| | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | ● |
| | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● |
| | | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Pycnodonte biauriculata</i> | | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Pycnodonte vesicularis</i> | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ? | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Hyoïssa semiplana</i> | | ● | ● | ● | | | | | | ? | ? | ? | ? | ● | | | | ● | ● | ● | | ● | ● |
| <i>Hyoïssa hyotis</i> | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ? | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Neopycnodonte cochlear</i> | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | | ● | ● |
| <i>Neopycnodonte navicularis</i> | | ● | ● | ● | | | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | | ● | ● |
| <i>Rhynchostreon suborbiculatum</i> | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Ceratostreon flabellatum</i> | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Ceratostreon pliciferum</i> | | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ? | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Gyrostrea delectrei</i> | ? | ● | ● | ●* | | ● | ● | ● | ? | ● | ? | ● | ● | ● | ? | ? | | ● | ● | ? | ● | ● | ● |
| <i>Curvostrea rouvillei</i> | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ? | ? | ? | ? | ? | ● | ● | | ● | ● | ? | | ● | ● |
| <i>Acutostrea incurva</i> | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ? | ? | ? | ? | ? | ● | ● | | ● | ● | ? | | ● | ● |
| <i>Crassostrea gryphoides</i> | ● | ● | ● | ●* | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | | ● | ● |
| <i>Ostrea lamellosa</i> | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Rastellum carinatum</i> | | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Rastellum diluvianum</i> | | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Rastellum deshayesi</i> | | ● | ● | ● | | ● | ● | ● | | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | | | ● | ● | ● | ● | ● |
| <i>Agerostrea unguolata</i> | | ● | ● | ● | ● | | ● | ● | | ? | ? | ? | ? | ? | ? | ? | | | ● | ● | ● | ● | ● |

- Apprécie
- Tolère
- ? Indéterminé
- * Exondation temporaire supportée

Figure 4-8 : Distribution paléocéologique des espèces étudiées.

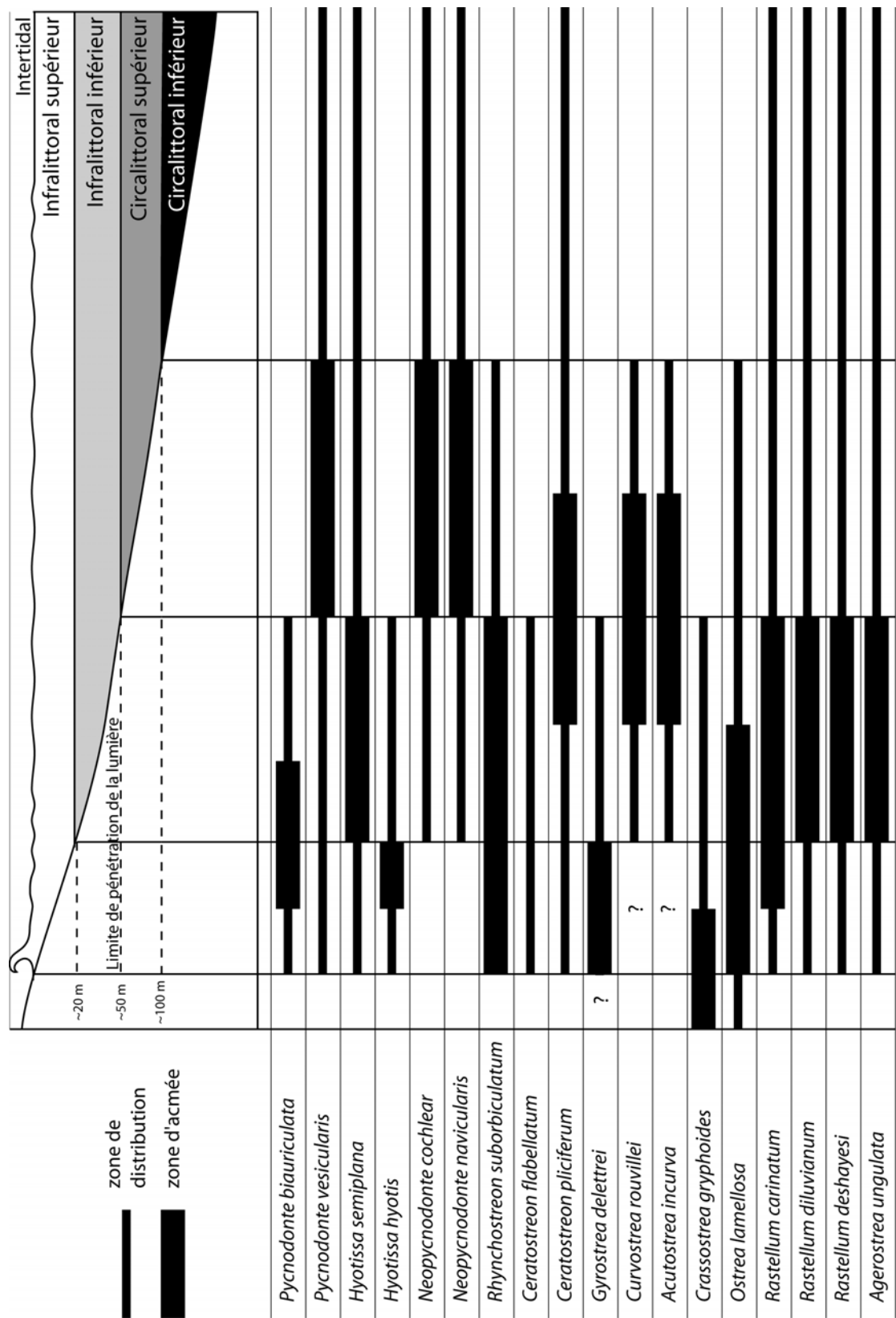


Figure 4-9 : Répartition paléobathymétrique des différentes espèces étudiées. (zonation écologique d'après Néraudeau et al. 2001)

3.1 Les espèces cénomaniennes

3.1.1 *Pycnodonte (Pycnodonte) biauriculata* (Lamarck, 1819)

Cette espèce, bien que s'étant développée sur une période de temps très réduite, a pu coloniser un grand nombre d'environnements. Comme toutes les pycnodontes, elle affectionne les environnements relativement profonds, et se localise généralement à l'interface infralittoral inférieur / supérieur. Sur les quelques rares niveaux où elle a pu être étudiée, elle a montré à chaque fois une grande tolérance vis à vis de son substratum. La lithologie de base servant à l'implantation d'une de ses colonies peut être indifféremment constituée de marnes, d'argiles, de calcaires bio-clastiques fins ou grossiers... Elle s'en affranchit d'ailleurs assez rapidement puisque après quelques générations, les individus poussent les uns sur les autres au point de s'affranchir du substratum originel. Le seul critère limitant semble la nécessité d'un apport de nutriments important pour permettre le développement de telles colonies. En effet, elle n'a encore jamais pu être rencontrée sous forme de quelques individus isolés.

Les modalités d'implantation de ces colonies et surtout les conditions optimales de leur développement sont plus précisément abordées dans le chapitre « sclérochronologie ».

3.1.2 *Pycnodonte (Phygraea) vesicularis* (Lamarck, 1819)

Pycnodonte vesicularis fait preuve, dès son apparition au Cénomanien, d'une grande ubiquité environnementale. Il est ainsi possible de la rencontrer depuis l'infralittoral supérieur (quelques individus dans le B1 d'Archingeay) au circalittoral supérieur (coupes campaniennes). Son acmé semble cependant située en dessous de l'infralittoral inférieur. Les environnements infralittoraux qu'elle colonise ne sont d'ailleurs positionnés qu'en milieu ouvert et soumis à des conditions marines franches. Malgré cela, rares sont les conditions environnementales portant préjudice à son développement. Elle semble ainsi tolérer les environnements anoxiques (C2 Ile Madame, G2> Port-des-Barques...) et turbides (certaines vasières carbonatées campaniennes). Même lorsque les substratum sont des plus instables, elle réussit à s'implanter massivement par le biais d'encroûtements d'organismes tiers (ex : le rudistes *Ichthyosarcolites* de C2). Malgré son caractère ubiquiste, elle n'a cependant pas été rencontrée dans les environnements les plus agités.

3.1.3 *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801)

L'étude des paramètres régissant la distribution de *Rhynchostreon suborbiculatum* et de ses différents morphotypes a pu faire l'objet d'une publication par Videt et Néraudeau (sous presse). Les principaux résultats de cette analyse sont cependant repris ici. Préalablement, il paraît important de rappeler que cette espèce est affectée d'un double polymorphisme (Cf. chapitre 1). Il existe en effet (1) des individus affectés de costulations sur les premiers stades de leur croissance et des individus totalement lisses tout au long de leur vie au sein d'une même population et (2) une grande variabilité de taille entre les populations.

L'influence éventuelle d'un paramètre environnemental, à l'origine de ses costulations n'apparaît pas clairement.

Ainsi, sur le plan édaphique, la nature ou la granulométrie du sédiment (argiles, sables glauconieux, sables bioclastiques) ne semblent jouer aucun rôle. Des spécimens costulés sont présents indifféremment dans les calcaires gréseux sparitiques (B1, Fouras-Vauban : 12% et 14%), dans les marno-calcaires à pellets (B2, Oléron : 43%), dans les grès glauconieux (B2, Piédemont : 33%) ou dans les calcaires oolitiques sableux (B3, Ile Madame : 13%). De plus, il existe de grandes variations dans la part respective d'individus costulés de populations

issues des mêmes types de faciès. Par exemple, dans les différents faciès argileux de B3, la proportion de coquilles costulées peut être nulle, faible (10%) ou modérée (18%). Enfin, à l'inverse, la proportion d'individus costulés peut être la même dans des faciès très différents: 10% environ dans les faluns à orbitolines de la base de B1, dans les grès glauconieux du sommet de B2 ou dans les derniers interbanks argileux de B3.

Tous les paléoenvironnements ayant livré des *R. suborbiculatum* sont considérés comme sténohalins à 35‰, compte tenu de l'abondance des échinodermes (échinides, astérides, voire crinoïdes) ou de la présence fréquente de rudistes (*Caprotina*, *Ichthyosarcolithes*, *Praeradiolites*, *Sphaerulites*) en association avec les huîtres. La salinité du milieu et donc des dessalures ou des sur-salures éventuelles ne semblent pas avoir influé sur le développement de costulations chez *R. suborbiculatum*.

L'oxygénation est un paramètre plus difficile à appréhender. Cependant, il faut noter que les niveaux marquant l'événement anoxique (OAE) de la limite Cénomaniens-Turonien (base des marnes au-dessus du G2 calcaire) sont marqués par un net nanisme des organismes, qui vaut autant pour les exogyres que pour d'autres groupes benthiques, tels que les échinides. Toutefois, il existe dans ces niveaux anoxiques des formes costulées, tout comme dans les niveaux calcaires crayeux de la fin du Turonien basal et les spécimens affectés par le nanisme ne présentent pas de réduction « proportionnée » de leurs costulations.

Finalement, le seul facteur paléoenvironnemental abiotique qui semble fortement lié aux modifications morphologiques affectant *R. suborbiculatum* au Cénomano-Turonien est la profondeur du milieu. En effet, au niveau paléobathymétrique, l'augmentation importante de la tranche d'eau qui affecte les milieux du Cénomaniens supérieur et du Turonien inférieur, en liaison avec la transgression marine majeure de cette époque (Hardenbol *et al.*, 1997), peut être corrélée (niveaux anoxiques mis à part) avec deux faits marquants :

- (3) l'augmentation de taille adulte des *R. suborbiculatum* ;
- (4) la baisse drastique de la proportion d'individus costulés dans les populations.

Sur le plan biologique, il est probable que ce n'est pas l'importance de la tranche d'eau qui a influé sur la morphologie des exogyres, mais plutôt les qualités de l'eau, à savoir, sa température et sa richesse en nutriments. Le gigantisme des coquilles pourrait ainsi être l'expression d'une élévation de la température de l'eau et de la productivité conséquentes au réchauffement climatique majeur intervenu au Cénomaniens supérieur (Jenkins *et al.*, 1994). Toutefois, il faut noter que dans les faluns du Cénomaniens basal, reconnus comme étant liés à un pic climatique chaud (Vullo *et al.*, 2003), le gigantisme des échinides (qui atteignent 100 mm) ou de certains foraminifères benthiques (orbitolines de près de 40 mm) n'est pas retrouvé chez les exogyres qui sont à cette époque assez petites.

Au final, de toutes les huîtres rencontrées, *Rhynchostreon suborbiculatum* peut être considérée comme l'espèce la plus ubiquiste. Sa seule faiblesse est son manque d'aptitude à pouvoir encroûter de manière durable un quelconque substratum. Contrairement à de nombreuses huîtres, cette espèce ne vit fixée que durant un laps de temps très court de son existence. Cette particularité l'empêche de coloniser durablement les substratums les plus instables par l'intermédiaire d'un organisme tiers (à l'image des *Pycnodontes vesicularis* du C2 de l'Ile Madame).

3.1.4 *Ceratostreon flabellatum* (Goldfuss, 1833)

Ceratostreon flabellatum est, de manière générale, une espèce assez discrète, souvent représentée par un nombre restreint d'individus bien qu'elle puisse coloniser un très grand nombre d'environnements. Les deux niveaux faisant exception à cette règle sont les sables

bioclastiques de la sous-unité B1 d'Archingeay et les argiles de l'unité D de l'ancienne carrière de Roulet riches en matière organique. Dans ces niveaux, elles se développent de manière très importante témoignant ainsi du fait que la nature du substratum n'est pas un facteur limitant pour le développement de cette espèce. C'est même la seule espèce à avoir montré son aptitude à coloniser des environnements argileux (B2 d'Oléron).

Elle se répartit sur tout le domaine infralittoral sans quasiment aucun facteur limitant identifié (figs 4-8 et 4-9). Ces observations peuvent apparaître contradictoires avec leur faible développement général sur les coupes étudiées. Peut-être est-ce là encore à attribuer à la faible prolificité de ce groupe ?

3.1.5 *Rastellum (Arctostrea) carinatum* (Lamarck, 1806)

Si la répartition générale des *Rastellum* a déjà pu être discutée (Chap. 2.1.3.2), il est possible de rappeler que *Rastellum carinatum* est une espèce largement distribuée sur tous les environnements de la plateforme, de l'étage infralittoral supérieur au circalittoral supérieur. Ce sont d'ailleurs dans ces environnements les plus calmes que les individus sont les plus développés. Ils atteignent ainsi des formes géantes de plus d'un décimètre de long dans la sous-unité G2 de la coupe de Port-des-Barques). Cela conforte ainsi l'idée selon laquelle les *Rastellum* affectionnent les milieux calmes (Chap. 2.1.3.2). La chose surprenante est que ce morphotype d'individus géants n'est apparu qu'une seule fois et n'a pu être rencontré dans les environnements calmes et profonds du Campanien

3.1.6 *Rastellum (Rastellum) diluvianum* (Linné, 1767)

Bien que cette espèce semble avoir globalement les mêmes exigences environnementales que *R. carinatum*, elle semble cependant beaucoup plus sélective : tous les assemblages à *R. carinatum* contiennent des *R. diluvianum* alors que l'inverse n'est pas toujours vrai. Seul l'interface entre les sous-unités C3 et C4 a montré un important développement de *R. diluvianum* sans qu'il ait été possible de rencontrer de nombreuses *R. carinatum*.

Il faut également remarquer que *R. diluvianum* est une espèce souvent beaucoup moins prolifique que *R. carinatum*. Est-ce dû à l'exigence de cette espèce ou est-ce un caractère intrinsèque à l'espèce ?

3.1.7 *Gyrostrea delectrei* (Coquand, 1862)

Gyrostrea delectrei n'a jusqu'alors été rencontrée que dans des environnements infralittoraux supérieurs (grès de base et lentilles de bois à Fouras- Bois Vert de la sous-unité B2). Sa forme générale et son environnement de dépôt rappellent ceux des *Crassostrea* actuelles. Cette espèce, encore trop peu étudiée pose des problèmes sur sa véritable extension environnementale. Il serait, par exemple, intéressant de savoir si sa découverte dans un chenal à lignite (sous-unité B2 de la coupe de « Fouras-Bois Vert ») est révélatrice d'une capacité à se développer dans des eaux saumâtres.

Gyrostrea delectrei peut être considérée comme une espèce trace du Cénomaniens charentais. Deux raisons majeures pourraient l'expliquer :

- elle semble coloniser des environnements littoraux rarement préservés sur les coupes étudiées ;
- cette espèce est dotée d'une coquille peu épaisse et est donc facilement destructible par l'hydrodynamisme dans les environnements précités.

3.1.8 *Curvostrea rouvillei* (Coquand, 1862) et *Acutostrea aff. incurva* (Nilson, 1827)

Curvostrea rouvillei et *Acutostrea aff. incurva* n'ont été rencontrées qu'à deux reprises dans le Cénomanien moyen (sous-unités C2 et D de l'île Madame pour la première ; sous-unités C2 et C3 de l'île Madame pour la seconde). Il paraît alors difficile (comme pour leur description) de cerner précisément les domaines d'extensions de ces deux espèces. Elles semblent cependant affectionner toutes deux les substrats marneux, tolérer une (légère ?) anoxie, et se concentrer dans des environnements marins calmes modérément profonds (infralittoraux inférieurs). Ces observations restent cependant à compléter.

3.2 Les espèces campaniennes

3.2.1 *Hyotissa semiplana* (Sowerby, 1825), *Rastellum deshayesi* (Fisher de Waldheim, 1835) et *Agerostrea unguolata* (Schlotheim, 1813)

Ces espèces peuvent être considérées comme des espèces traces dans les coupes campaniennes. Elles sont souvent présentes, mais rarement en grande quantité. Deux hypothèses peuvent tenter d'expliquer cette faible distribution :

- l'homogénéité des environnements campaniens (correspondant bien souvent à des systèmes de vasière carbonatée profonds) n'ont peut être jamais réellement correspondu à leur acmé ;
- cela correspond à une stratégie adaptative de ces espèces ; elles auraient ainsi une capacité de reproduction moins importante que *Ceratostreon pliciferum* ou *Pycnodonte vesicularis*.

Elles ont cependant pu être rencontrées de l'infralittoral inférieur au circalittoral inférieur. Leurs acmés semblent plutôt localisées dans l'infralittoral inférieur. Les environnements où elles ont pu être rencontrées sont généralement constitués d'un substratum silteux ou marneux correspondant à une vasière profonde. Elles ne semblent alors contraintes ni par l'induration du substratum, ni par la turbidité ambiante, ni encore par des problèmes éventuels d'anoxie. Le maximum de développement observé dans la biozone C VIII de la coupe campanienne de Suzac semble révéler qu'elles peuvent affectionner certains hauts fonds (fig. 4-4).

3.2.2 *Ceratostreon pliciferum* (Dujardin, 1837)

A l'inverse de son ancêtre *Ceratostreon flabellatum*, *Ceratostreon pliciferum* se développe de manière très importante sur les coupes campaniennes étudiées. Elle se répartit très largement sur les étages infralittoral et circalittoral, témoignant ainsi de la remarquable radiation de cette lignée au cours du Crétacé supérieur. Comme son aïeul, elle ne semble pas non plus restreinte par un quelconque paramètre environnemental. Si quelques doutes subsistent sur son affinité par rapport à certains milieux, ce n'est que parce que les coupes campaniennes sont moins diversifiées que les coupes cénomaniennes sur le plan faciologique et que tous les milieux n'ont pu être testés. Il n'a pas non plus été possible de dégager une zone d'acmé particulière.

3.3 Les espèces du Néogène terminal

3.3.1 *Hyotissa hyotis* (Linné, 1758)

Hyotissa hyotis est une huître très peu présente sur les coupes étudiées. Elle n'a été recensée que dans les faciès deltaïques de la base (section « a ») et du sommet (base de la section « e ») du Cerro Mandras et dans les calcaires à algues du Cerro de Los Lobos. Jimenez *et al.* (1991) l'ont également observée associée aux colonies coralliennes tortoniennes dans le corridor d'Almanzora (Almeria, SE Espagne). Ces données paléoenvironnementales sont congruentes avec les affinités écologiques actuelles de l'espèce. En effet, dans les eaux pacifiques, elle vit associée aux récifs coralliens et aux récifs d'huîtres perlières. Elle est donc restreinte à la partie peu profonde du plateau continental, dans une tranche d'eau comprise entre 0 et 50 mètres de profondeur correspondant à l'étage infralittoral (Freneix *et al.*, 1988). Elle est actuellement fréquemment rencontrée en contexte récifal et périrécifal rejoignant ainsi l'observation faite par Jimenez *et al.* (1991) dans le registre fossile. Dans ce type d'environnements, elle a montré son aptitude à coloniser de nombreux substratum (allant de l'encroûtement d'organismes à un développement sur fond vaseux...) et sa tolérance à une certaine agitation responsable du renouvellement des eaux nécessaire au développement des colonies récifales.

3.3.2 *Neopycnodonte cochlear* (Poli, 1791) et *Neopycnodonte navicularis* (Brocchi, 1814)

Mis à part quelques détails morphologiques, aucune différence majeure n'a pu être mise en évidence entre ces deux espèces. Cette lignée semble ainsi avoir conservée ses caractéristiques morpho-écologiques au cours du temps.

Au vu des coupes étudiées (limitées aux faciès de plateforme), la limite bathymétrique inférieure de *N. navicularis* n'a pu être testée. En ce qui concerne la limite supérieure, l'espèce apparaît rarement au-dessus de l'étage circalittoral. Elle est également la seule des quatre huîtres *s.l.* connues dans l'infralittoral, à subsister jusqu'à des environnements circalittoraux. Ceux-ci semblent constituer son milieu de développement optimal, comme le montre son important développement dans les vasières circalittorales à oursins spatangues des unités stratigraphiques « d » de La Mela et « e » du Cerro de Los Lobos. Dans les contextes circalittoraux actuels, *N. cochlear* peut vivre à la fois en « flottant » sur un substrat meuble et fin ou fixée sur un rocher. Elle devient alors la hantise des pêcheurs puisqu'elle peut déchirer les filets draguant les fonds. Elle reste inféodée à des milieux euryhalins situés entre 50 et 400 mètres de profondeur (Freneix *et al.*, 1988), mais a déjà pu être rencontrée entre 25 et 1500 mètres. Comme ses ancêtres jurassiques ou crétacés, cette *Pycnodonte* affectionne donc les environnements d'agitation calme à modérée en colonisant les milieux les plus profonds peuplés par des huîtres.

3.3.3 *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim, 1813)

Chez les spécimens messiniens du bassin de Sorbas, la relative rareté des épibiontes sur les coquilles et la finesse de préservation de leurs lamelles témoignent d'un enfouissement rapide et d'un faible transport des individus. *C. gryphoides* est présente dans des substrats fins à légèrement détritiques, et son optimum de développement à la fois en abondance (par la présence de lumachelles et de crassats) et en taille (jusqu'à une trentaine de centimètres par individu) correspond aux environnements infralittoraux peu profonds. L'espèce montre une nette capacité euryhaline, depuis les faciès deltaïques et les niveaux à cérithes de la base de Cerro de Los Lobos (dépourvus d'organismes hormis des huîtres et des gastéropodes

saumâtres) jusqu'aux faciès marins francs du Cerro Mandras, riches en échinides divers (*Echinocardium*, *Schizechinus*, *Spatangus*, ...). Ces données fossiles sont congruentes avec les observations actuelles, déjà soulignées lors de la discussion sur la compétition entre *Ostrea lamellosa* et *Crassostrea gryphoides*. Dans les environnements profonds, tels que les vasières circalittorales à *Brissopsis* de la base du Cerro Mandras (unité « a »), *C. gryphoides* est également présente de manière plus exceptionnelle. Cependant, contrairement aux autres espèces d'ostréidés qui y sont associées, les spécimens de *Crassostrea gryphoides* présentent toutes de petites tailles (3-4 cm maximum). Il s'agit donc soit d'un remaniement de coquilles de juvéniles ou soit d'un nanisme important témoignant des conditions défavorables au bon développement de cette espèce.

3.3.4 *Ostrea lamellosa* (Brocchi, 1814)

La distribution paléoenvironnementale de cette huître semble relativement vaste. Elle est présente aussi bien dans des contextes deltaïques sous salés, comme dans les vasières à cérithes de la base (unité « a ») du Cerro de Los Lobos, que sur des substrats fins infralittoraux inférieurs en association avec *N. navicularis*, comme dans les vasières à spatanges de l'unité « e » du Cerro de Los Lobos. Elle est souvent la seule huître présente dans les sédiments détritiques moyens à grossiers, telles que les barres calcaréo-gréseuses du Cerro Mandras (unité « e ») et de La Mela (unité « e ») ou les marnes sableuses du Cerro de Los Lobos (unités « a » et « g »). Elle est aussi fréquemment implantée dans les chaos conglomératiques et rocheux capables de la stabiliser (Jimenez et al, 1991) et où les larves peuvent se fixer.

Les études de Ranson (1967) ont montré les filiations de *O. lamellosa* au Miocène avec *O. edulis* au Quaternaire. *O. edulis* vit actuellement dans des milieux de salinité normale, mais tolère les contextes hyposalés (jusqu'à 25‰) si son exposition y est temporaire. Sa répartition latitudinale semble cependant moins large que *O. edulis* (qui s'étend jusqu'en Norvège) (Freneix et al., 1988). Elle serait donc moins eurytherme.

Bien que deux morphes aient pu être mis en évidence (*Ostrea lamellosa* et *Ostrea lamellosa boblayei*), il n'a pas été possible de conclure sur le paramètre responsable de ce polymorphisme. Cette particularité est-elle due à un écophénotypisme dont le paramètre responsable n'a pas été identifié ? Il a par exemple été possible de démontrer dans l'Actuel que le taux d'exposition au soleil des huîtres *Crassostrea virginica*, *Lopha cristagalli*, *Saccostrea cucullata* influait sur leur croissance (convexité, importance des plis, architecture de la coquille...) (Stenzel, 1971). Si tel était le cas sur cette espèce cela resterait difficile à démontrer dans le fossile.

4 Relation entre les huîtres et quelques autres groupes remarquables

4.1 Les Rudistes cénomaniens

Au cours du Crétacé supérieur, quatre épisodes particulièrement riches en rudistes se sont succédés sur cette plateforme nord-aquitaine. L'un au Cénomaniens moyen, les autres au Turonien moyen / supérieur, au Santonien Supérieur et au Campanien terminal, bénéficiant à chaque fois de la mise en place d'un haut niveau marin (Platel, 1996). Dans cette étude, seuls les rudistes cénomaniens et leur relation avec les ostréidés sont abordés. Cependant, plusieurs exemples correspondant à des périodes, des groupes et des environnements différents sont étudiés.

En effet, les rudistes cénomaniens ne constituent pas un groupe monolithique restreint à un seul environnement précis. Au cours de la grande transgression cénomaniennne du second ordre, se mettent en place de grandes plates-formes à rudistes. On assiste alors à une explosion des groupes à partir d'un « stock » initial albien composé essentiellement de Requienidae, Monopleuritidae, de Caprotinidae et Radiolitidae. Les groupes en pleine phase d'émergence sont les Radiolitidae, les Caprinidae, les Caprotinidae, les Monopleuridae et les Requienidae (Philip, 1972)

4.1.1 Relation Huîtres/Rudistes

4.1.1.1 Des huîtres au service des rudistes : les « micro-patch » bio-construits du Cénomanien basal

Les assemblages du Cénomanien basal localisés sur les coupes de Cadeuil et d'Archingeay présentent dans les niveaux bioclastiques faiblement indurés une importante faune de bivalves mélangeant principalement les rudistes *Ichthyosarcolithes triangularis*, *Praeradiolites fleuriauxi*, *Caprotina costata* et les huîtres *Rhynchostreon suborbiculatum* et *Ceratostreon flabellatum*.

Toute cette faune est généralement considérée comme relativement naine, tant du point de vue des bivalves que de la faune de vertébrés qui s'y trouve (Vullo et al, 2003). Seuls quelques *Ceratostreon flabellatum* peuvent atteindre des tailles de l'ordre de 8 centimètres alors que la majorité d'entre elles sont rarement supérieures à 5 centimètres. Ce nanisme contraste alors avec l'important développement des faunes qui s'y trouve. Les huîtres peuvent atteindre des concentrations de plusieurs centaines d'individus par kilogramme de sédiments (majoritairement composés de *Rhynchostreon flabellatum* et d'orbitolines). Les rudistes quant à eux sont représentés par de nombreux fragments d'*Ichthyosarcolithes triangularis* dont la largeur de la coquille est bien souvent inférieure à 2-3 centimètres (contre souvent plus de 8 centimètres dans la sous-unité B3 du Cénomanien inférieur) et de nombreux petits patch récifaux de *Praeradiolites fleuriauxi* et *Caprotina costata*.

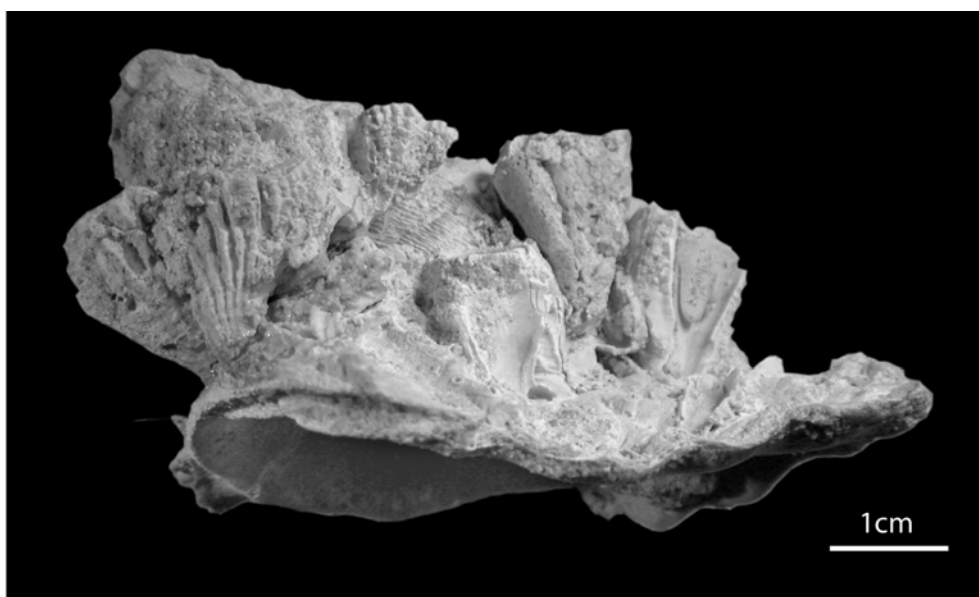


Figure 4-10 : Valve gauche de *Ceratostreon flabellatum* servant de support au développement d'une colonie de *Caprotina semistriata* (Archingeay, Cénomanien inférieur, B1). IGR 25553

Ces huîtres et rudistes ne vivent cependant pas isolés. Nombreux sont les cas où les huîtres viennent encroûter les rudistes et les rudistes coloniser les huîtres. Si cela atteste de l'autochtonie et de la contemporanéité de ces différentes espèces, cela pose plusieurs questions quant aux relations étroites liant les deux groupes.

Tout d'abord, ces encroûtements réciproques se réalisent-ils lors du vivant de l'hôte ?

Concernant les huîtres, ce rôle de support ne pose pas de problème particulier et peut être réalisé de leur vivant. Les exemples actuels et fossiles d'huîtres encroûtées ne sont pas rares. L'exemple de formations de crassats exposé dans le chapitre 3 (fig. 3-6) rejoint un cas observé sur une espèce néogène. Il est possible dans ce niveau de rencontrer des groupes de *Rhynchostreon suborbiculatum* collés entre eux et tous xénomorphes : ceci témoigne de leur croissance simultanée et continue de leur vivant. La petite taille de ces derniers ne permet cependant pas le développement important de gros individus (type *Ichthyosarcolithes*) ou de toute une colonie de rudistes. Il a cependant été repéré sur quelques coquilles le départ de petits rudistes (*Caprotina* ?). Le développement des deux individus dans un contexte aussi agité a dû conduire au déséquilibre des deux et les mener à une mort prématurée. Le cas de *Ceratostreon flabellatum* en tant que support est différent. Certains spécimens ont la valve operculaire totalement recouverte de petits individus (indépendamment huître ou rudiste), mais permettant le départ d'importantes colonies de *Caprotina costata* (fig. 4-10). Certains de ces spécimens se sont ainsi développés sur la surface interne d'une *Ceratostreon* témoignant ainsi de sa mort préalable.

Existe-t-il alors une relation symbiotique entre ces différentes espèces ? Puisque les rudistes et les huîtres se développent indépendamment sur leur hôte de leur vivant ou après leur mort, il n'existe pas de relation symbiotique dans le sens classique du terme. Cependant, les grosses huîtres (type *Ceratostreon*) ou les gros rudistes (type *Ichthyosarcolithes*) jouent un rôle non négligeable dans le départ de colonies. Si les huîtres colonisent abondamment ce milieu sans véritable problème (avec ou sans l'aide de support particulier), il n'en est pas de même pour les rudistes. Les seuls départs de véritables petits patchs bioconstruits ont nécessité la présence préalable d'un substratum stable. Sans la présence de telles huîtres, le développement de ces formes devient alors impossible. En effet, les autres faciès bioclastiques rencontrés dans le Cénomanien, assimilés à des contextes environnementaux semblables (particulièrement les unités B1 et F) ne montrent plus de départ aussi important de petites colonies.

4.1.1.2 Des rudistes au service des huîtres : *Ichthyosarcolithes triangularis* et *Sphaerulites foliaceus*

Un autre exemple de relation très forte entre huîtres et rudistes est le cas des vasières distales du Cénomanien moyen à *Ichthyosarcolithes triangularis* (déjà en partie évoqué dans le chapitre 3). Deux types de faunes s'y trouvent présents :

- des organismes autonomes, naturellement adaptés à ces fonds mous, tels que les *Rastellum carinatum* enroulés, trapus ou dotés d'épines stabilisatrices, des échinides de vasière (*Mecaster*, *Periaster*) et des *Ichthyosarcolithes triangularis*, rudistes réputés pour leur aptitude « colonisatrice » ;
- des huîtres *Pycnodonte vesicularis* trouvées exclusivement fixées sur les rudistes *Ichthyosarcolithes triangularis*, témoignant de leur manque d'adaptation à un substrat aussi meuble (fig. 4-11).

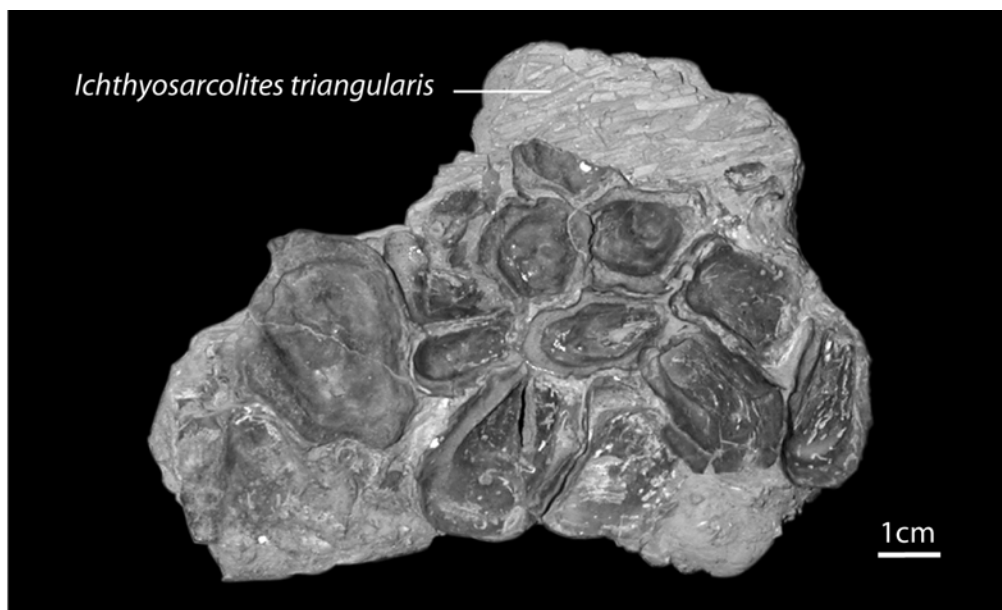


Figure 4-11 : Rudiste *Ichthyosarcolites triangularis* servant de support au développement d'une colonie de *Pycnodonte vesicularis* (Ile Madame, Cénomaniens moyen, C2). IGR 25555

Cela peut paraître dans un premier temps très surprenant car la remarquable récurrence des pycnodontes dans les faciès crayeux campaniens témoigne d'une forte adaptation à des environnements de vasières. Cela souligne simplement les conditions paléoenvironnementales extrêmes de ce niveau. On voit bien dans cet exemple que sans la présence des rudistes, les pycnodontes n'auraient pu s'implanter dans cet environnement. Comme précédemment, il n'existe cependant aucune relation symbiotique, ni parasite, des huîtres sur les rudistes. Les pycnodontes s'implantent indépendamment sur des *Ichthyosarcolites* vivants ou morts. Les coquilles xénomorphes des pycnodontes moulent fréquemment la structure interne en canaux de la coquille des *Ichthyosarcolites*.

Si ce niveau est un exemple remarquable, d'une « collaboration » huître/rudiste, il ne reste cependant pas une exception. D'autres niveaux présentent ce même type d'assemblages telles que les barres carbonatées de B3 ou lors de la transition entre les calcaires supérieurs à *Ichthyosarcolites* (unité F) et l'unité G. Si pour ces rudistes, le rôle de « collecteur à huîtres » est toujours indiscutable, les raisons de l'absence (ou du faible développement) des huîtres dans ces unités sont ici plutôt liées à un problème d'hydrodynamisme. Ces niveaux très agités (aux vues des oolites, de la granulométrie du sédiment et de la présence de nombreuses figures sédimentaires de type sillon d'érosion et lamines droites et arquées) semblent être une barrière à l'implantation massive des larves. Les rudistes servent alors de substrats stables dans ces milieux originellement défavorables.

4.1.1.3 De réelles compétitions huître / rudiste : les biostromes à rudistes (Cénomaniens moyen) et à huîtres (Cénomaniens supérieur)

Malgré les remarquables exemples de « collaborations » entre les huîtres et les rudistes, chacun de ces groupes fonctionne donc de manière indépendante. Cette situation peut donc par moment les amener à rentrer en compétition. Plusieurs environnements théoriquement propices au développement ces deux groupes, montrent en fait des phénomènes d'exclusion.

Un premier exemple se localise dans les environnements de la plateforme carbonatée du Cénomaniens moyen (coupes de l'Ile d'Oléron et de l'Ile Madame). Celle-ci est abondamment colonisée par les rudistes qui présentent une série de sept cycles successifs d'implantation et

de démantèlement qu'il est possible de relier à autant de paraséquences haute fréquence (Chéreau *et al.*, 1997). Alors que les ostréidés ont montré leur aptitude à coloniser un grand type d'environnements répartis entre les étages intertidaux à circolittoraux inférieurs, quasiment aucune huître n'a pu s'implanter dans ces environnements carbonatés à rudistes. Seule une *Pycnodonte vesicularis* a pu être rencontrée lors d'une phase de désagrégation de ces environnements péri-récifaux à récifaux à rudistes.

A l'inverse le développement des biostromes à *Pycnodonte bauriculata*, en base du Cénomaniens moyen, ne montre le développement d'aucun rudiste. Seules quelques rares *Ichthyosarcolithes* peuvent apparaître lors des phases de démantèlement des biostromes (tout comme dans l'exemple précédent, les huîtres profitaient des périodes de démantèlement des plates-formes à rudistes pour s'implanter). L'environnement ne semble cependant pas plus défavorable aux rudistes que dans les milieux précédents. C'est un milieu agité (mais moins que dans les barres carbonatées oolithiques de B3), riche en nutriments (pour permettre le développement d'une telle bioconstruction), probablement légèrement turbide (mais sûrement moins que dans les vasières carbonatées distales) et localisé à la limite infralittoral inférieur / supérieur. La surabondance des huîtres semble donc nuire à l'implantation des rudistes (problème d'exposition au courant ? De conditions trop turbides suite à l'importante production de fèces par les huîtres ? De manque de nutriment ?...

4.1.1.4 Synthèse

Au travers des quatre exemples étudiés, il est possible de se rendre compte que les relations huîtres / rudistes sont complexes. Les huîtres peuvent s'avérer importantes pour la mise en place d'un biotope à rudistes (à l'image des « micro-patches » à rudistes du Cénomaniens inférieur qui nécessitaient la présence d'huîtres de grande taille telles que *Ceratostreon flabellatum* pour leur développement) et en retour, ce sont parfois les huîtres qui dépendent de la présence des rudistes pour pouvoir étendre leur domaine de répartition dans certains environnements de vasières. A l'inverse, il existe parfois une forte compétition dans des environnements où toutes les conditions semblaient réunies pour l'épanouissement de ces deux groupes.

Les interactions très fortes entre ces deux groupes sont alors à prendre en compte pour l'analyse du signal séquentiel. En effet, la répartition des organismes sur le profil de dépôts peut s'en retrouver alors fortement perturbée (avec le développement de groupes qui n'aurait pas dû être là ou à l'inverse l'absence de groupes attendus) ce qui peut conduire à une interprétation erronée de l'environnement bio-sédimentaire.

4.2 Les échinides messiniens

4.2.1 Paléoécologie des échinides messiniens

D'après les travaux de Lacour (1999) et Néraudeau *et al.* (2001), il est possible de mettre en évidence un gradient écofaunique pour les principales espèces d'échinides messiniennes (fig. 4-12). Quatre grands types d'échinofaunes ont été établis d'après l'analyse des coupes de Los Lobos, La Mela, Cerro Mandra et Los Yesos (toutes quatre abordées dans cette thèse) et sur la comparaison des groupes morphologiques proche actuels. Ces groupes se répartissent comme suit selon un gradient proximal-distal.

- (1) Les assemblages à *Clypeaster altus*. Le développement de cette espèce caractérise principalement les environnements infralittoraux supérieurs (Néraudeau *et al.*, 2001). On la rencontre ainsi au début des cycles progradants visibles à l'extrême base et au sommet des coupes de La Mela et los Lobos.

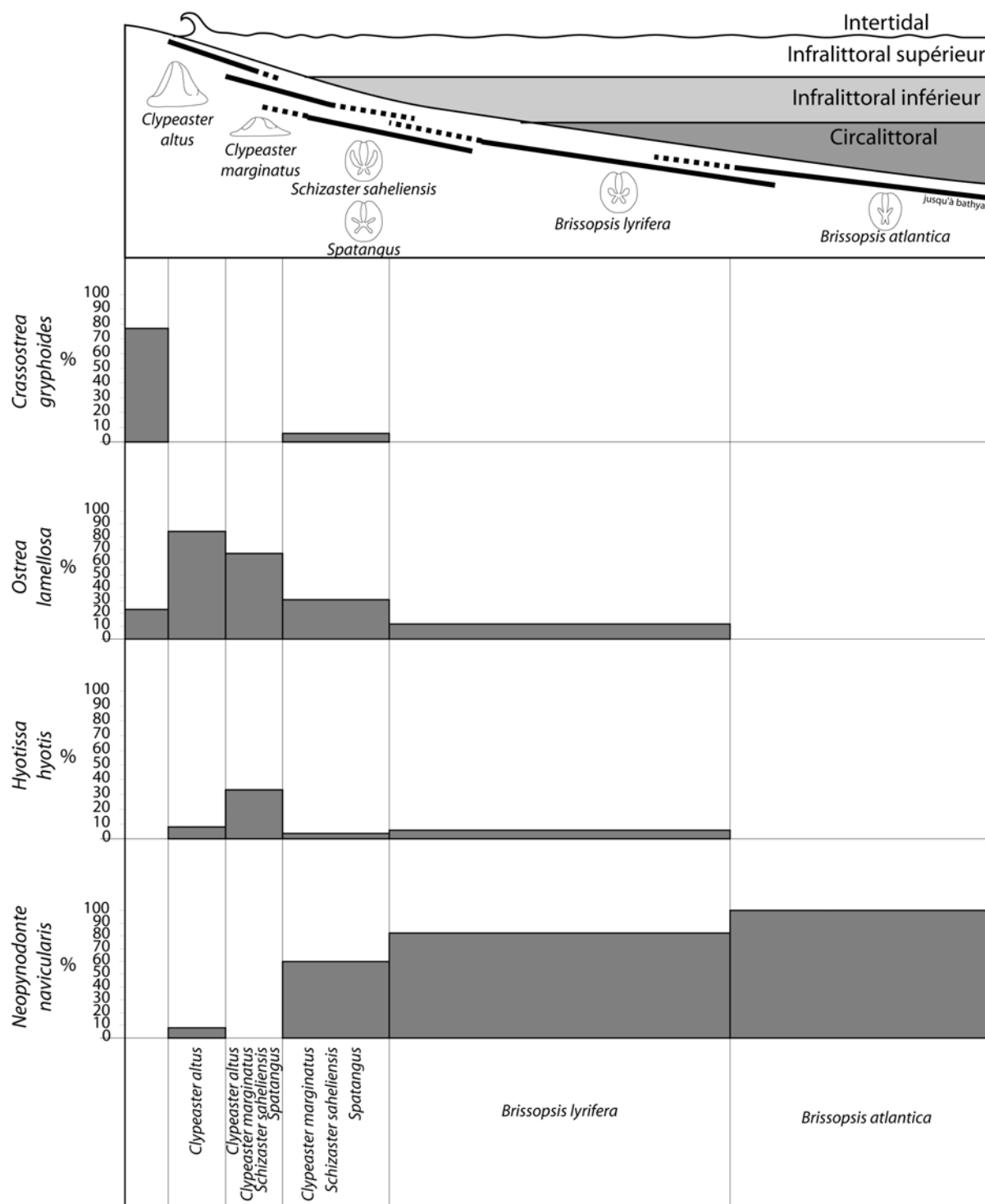


Figure 4-12 : Fréquence des espèces d'huîtres dans les différentes échinofaunes messiniennes rencontrées.
(Modifié, d'après Néraudeau et al., 2001)

- (2) Les assemblages à *Clypeaster Marginatus*, *Schizaster sahelensis* et *Spatangus* : ces trois espèces caractérisent principalement les environnements infralittoraux inférieurs. Tous n'ont évidemment pas leur acmé centrée sur la même bathymétrie mais leur proximité géographique conduit fréquemment à des assemblages constitués de ces trois espèces. Si ces trois espèces devaient être « hiérarchisées » selon un gradient bathymétrique, les *Clypeaster* se retrouveraient, comme dans l'actuel, dans la position la plus proximale. Concernant la position relative des deux autres espèces, il devient beaucoup plus difficile de trancher. Si l'on se réfère à leurs descendants actuels, les *Schizaster* (*Schizaster canaliferus*) se développent plutôt entre 10 et 100 mètres avec une acmé entre 20 et 70 mètres alors que les *Spatangus* (*Spatangus purpureus*) se situent entre 15 et 90 mètres avec une acmé entre 25 et 70 mètres (Prouho, 1888 ; Koehler, 1921 ; Tortonese, 1969 ; Néraudeau *et al.*, 2001). Cette association est donc l'une des plus représentée sur les coupes étudiées. On la retrouve dans tous les environnements « intermédiaires » en période d'intervalle régressif ou transgressif (principalement sur les coupes de La Mela, Los Lobos et Cerro Mandras).
- (3) Les assemblages à *Brissopsis* gr. *lyrifera* ; cette espèce encore actuelle semble principalement peupler les environnements circalittoraux supérieurs à partir de 50 mètres mais, peut descendre jusqu'à 600 mètres (Prouho, 1888 ; Koehler, 1921 ; Tortonese, 1969 ; Néraudeau *et al.*, 2001). On la rencontre alors principalement dans les marnes distales en base de Cerro Mandras et du ravin de Vereda et dans l'intercalaire marno-calcaire des gypses de Los yesos.
- (4) Les assemblages à *Brissopsis* gr. *atlantica* : cette espèce, la plus distale de toutes colonise des environnements circalittoraux voire bathyaux. Ses représentants actuels sont connus pour se répartir entre 100 et 1200 mètres de profondeur (Prouho, 1888 ; Koehler, 1921 ; Tortonese, 1969 ; Néraudeau *et al.*, 2001). Elle n'est donc trouvée que dans les marnes centrales du bassin, en base de coupe de Los Yesos, dans des niveaux probablement localisés aux plus hautes valeurs de la fourchette bathymétrique annoncée.

4.2.2 Relation Huîtres/échinides

Comme constaté lors de la présentation des coupes messiniennes, les huîtres se retrouvent fréquemment associées à des faunes d'échinides. Il paraît alors important de comprendre comment s'organisent ces différents groupes et surtout d'établir à quelle bathymétrie se réalisent les relais fauniques entre les huîtres et les échinides.

En se basant sur les travaux de Néraudeau *et al.* (2001) qui présentaient en détail la répartition des quatre groupes morphologiques précédemment décrits sur les coupes de Los Lobos, La Mela, Cerro Mandra et Los Yesos, il s'agissait donc de voir quelles étaient les espèces d'huîtres correspondantes. Un comptage a été réalisé sur le nombre de fois où apparaissait une espèce d'huître dans un environnement à échinides donné. Pour ce faire, six grandes catégories ont été créées :

- (1) les environnements très proximaux dépourvus d'échinides ;
- (2) les environnements à *Clypeaster altus* ;
- (3) les environnements mixtes à *Clypeaster altus*, *Clypeaster marginatus*, *Schizaster sahelensis* et *Spatangus* ;
- (4) les environnements à *Clypeaster marginatus*, *Schizaster sahelensis* et *Spatangus* ;

(5) les environnements à *Brissopsis* gr. *lyrifera* ;

(6) les environnements à *Brissopsis* gr. *atlantica*.

Ces comptages intègrent l'abondance relative de chacun des assemblages en attribuant un coefficient 1 aux espèces traces (inférieures à 10 %), un coefficient 2 aux espèces minoritaires (inférieures à 50%) et un coefficient 3 aux espèces majoritaires (supérieures à 50%). Ce comptage est ensuite traduit en pourcentage afin de gommer en partie le nombre inégal d'environnements rencontrés pour chaque catégorie. Les résultats de ces comptages sont présentés en figure 4-12 :

- *Crassostrea gryphoides* est l'espèce la moins présente dans les environnements à échinides ; même les nombreux niveaux à *Clypeaster* n'en ont pas présenté ; seuls quelques individus apparaissent dans les niveaux à *Schizaster* et *Spatangus* sur la coupe de Cerro Mandras, mais un doute subsiste sur leur autochtonie ; comme précédemment discuté, c'est de loin l'espèce la plus proximale plus encore que l'échinide *Clypeaster altus* ;
- *Ostrea lamellosa* se retrouve quant à elle associée à la majorité des assemblages et ce en assez grande quantité (excepté ceux à *Brissopsis* gr. *atlantica*) ; son acmé semble cependant se situer dans les niveaux proximaux à *Clypeaster altus* ; deux raisons peuvent être évoquées ; premièrement, cette espèce profite du manque de compétiteurs dans ces milieux très proximaux très agités et donc assez hostiles ; deuxièmement, son aire de répartition débute bien au-delà de ces environnements de plage, puisqu'il lui est possible de tolérer des dessalures et donc de remonter dans les estuaires ;
- *Hyotissa hyotis* est toujours représentée par un nombre très faible d'individus, quel que soit le niveau où elle est rencontrée ; elle a cependant pu être recensées dans tous les environnements à échinides, excepté ceux très profonds à *Brissopsis* gr. *atlantica* ; son « pic » maximal d'abondance semble se situer dans les environnements mixtes à *Clypeaster altus*, *Clypeaster marginatus*, *Schizaster sahelensis* et *Spatangus* ; cette information reste cependant à confirmer compte tenu du faible nombre d'affleurements de ce type (seulement 3) ;
- *Neopycnodonte navicularis* est la deuxième espèce, avec *Ostrea lamellosa*, la plus abondante des coupes messiniennes ; si elle apparaît très tôt dans les domaines les plus proximaux, on peut constater qu'elle ne cesse de prendre de l'importance avec l'augmentation de profondeur ; c'est d'ailleurs la seule espèce à pouvoir s'associer avec *Brissopsis* gr. *atlantica* ; son absence dans les associations mixtes à *Clypeaster altus*, *Clypeaster marginatus*, *Schizaster sahelensis* et *Spatangus* peut s'expliquer par un biais statistique dû au faible nombre d'affleurements ; cependant, *Neopycnodonte navicularis* ne semble pas se développer véritablement avant la disparition des *Clypeaster*.

Au final, mis à part les *Crassostrea gryphoides* qui affectionnent les environnements plutôt saumâtres impropres aux échinides, la majorité des espèces se répartissent sur cinq des six classes environnementales à échinides définies ici. Cependant les ostréidés se distinguent encore une fois par la composition relative des assemblages de manière relativement tranchées. La qualité des signaux obtenus sur la figure 4-12, d'après un nombre réduit de niveaux (38 bancs répartis sur quatre coupes) souligne que ces changements de composition faunique en huîtres se font de manière très tranchée.

4.3 Autres organismes : les prédateurs d'huîtres

4.3.1 Les Astérides

Les renseignements sur le régime alimentaire des astéridés sont assez réduits et ne concernent qu'un nombre restreint d'espèces. Plusieurs ensembles trophiques composent ce taxon. Certaines espèces broutent le substrat, certaines sont friandes de micro-organismes, d'autres encore sont de redoutables prédatrices.

Les étoiles de mer brouteuses (à l'égal de nombreux échinides) procèdent par dévagination de leur estomac et épousent parfaitement la surface du substratum afin de digérer complètement la végétation fixée dessus.

Les étoiles de mer qui se nourrissent de micro-organismes labourent et explorent le substratum à l'aide de leur podias. Lorsqu'elles rencontrent alors de la nourriture (foraminifères, diatomées, radiolaires, petits gastéropodes ...) elles l'attirent vers leur bouche par un courant d'eau grâce à de longs sillons développés sur leurs sillons ambulacraires.

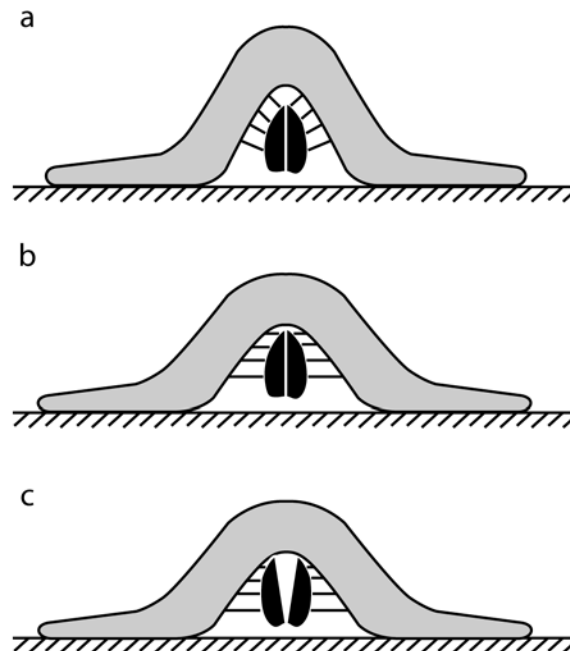


Figure 4-13 : Méthode de prédation des étoiles de mer sur les lamellibranches.

a) Pose des podias ; b) Phase d'extension ; c) Phase de traction.

La majorité des étoiles de mers semblent cependant avoir un mode de vie prédateur (de lamellibranches, gastéropodes, crustacés, oursins, ophiures...). Ces carnivores ont une technique surprenante pour dévorer leurs proies : lorsqu'elles rencontrent un coquillage dont elles veulent faire leur repas, elles le saisissent aussitôt avec leurs ambulacres. C'est à l'aide de leurs bras, collés sur la coquille du mollusque, qu'elles l'entrebâillent en exerçant une pression très forte (évaluée à 5,5 Kg chez l'espèce actuelle *Asteria forbesi*) (fig. 4-13). Il leur suffit alors que la coquille s'entrouvre d'un dixième de millimètre pour qu'elle dévagine alors son estomac sur sa victime (à l'égale des espèces brouteuses), fasse son œuvre de digestion, puis revienne à sa place normale. L'étoile de mer abandonne alors la coquille vide et parfaitement nettoyée. Cette coquille est ainsi exempte de toute trace de prédation, ce qui pose un réel problème dans le fossile pour la mise en évidence d'un tel acte. L'élasticité et la

plasticité de leur estomac permettent ainsi à de nombreuses espèces de s'étirer jusqu'à plus de dix centimètres. Réunies en petits groupes, les étoiles de mer peuvent en quelques semaines détruire complètement les parcs à huîtres ce qui fait la frayeur de bon nombre d'ostréiculteurs. Il est à noter que les coquilles les plus costulées compliquent nettement la tâche de ces prédateurs. On peut alors supposer que les genres *Rastellum*, *Hytissa* et *Agerostrea* sont épargnés par ce type de prédation.

Ce prédateur devrait alors, selon toute vraisemblance, se retrouver concentré aux seins des assemblages d'huîtres du Cénomanien supérieur ou du Campanien terminal charentais. Cependant la fossilisation des astérides est bien souvent très difficile. Les études menées par Villier (1996) au Campanien, et Néraudeau et Breton (1993) et Vullo *et al.* (2002) au Cénomanien, ne sont réalisées bien souvent que sur quelques restes de plaques marginales rendant les registres fossiles très incomplets. Ainsi la famille la plus fréquemment rencontrée et étudiée au Crétacé supérieur est celle des Goniastéridés. Elle ne correspond malheureusement qu'à des espèces pentagonales aux bras très courts, indiquant une totale inadaptation à la prédation des huîtres.

Les astérides dotés de bras plus longs ont cependant pu être échantillonnés sur quelques niveaux remarquables du Cénomanien.

- (1) Les marginales d'astérides sont très abondantes dans le falun inférieur d'Archingeay (Vullo *et al.*, 2002) peu consolidé, avec plusieurs marginales par décimètre cube de sédiment, et sont un peu moins abondantes dans le falun plus induré sus-jacent, avec seulement quelques unités pour le même volume de sédiment. Les espèces présentes dans les deux niveaux sont les mêmes. L'espèce la plus fréquente est *Caletaster romani* qui représente environ 57 % des marginales identifiées. Cette espèce de goniastéridés au bras court ne serait être prédatrice d'huîtres mais elle est accompagnée de nombreux Astropectinidae (aux bras long mais non déterminables au rang spécifique), qui constituent 39 % de l'assemblage identifiable.
- (2) La lumachelle à *Pycnodonte biauriculata* de l'Ile Madame présente également un assemblage du même type. Il est ainsi possible d'y retrouver les *Caletaster romani* ainsi que de nombreux fragment d'Astropectinidae non déterminables.

4.3.2 Les poissons

De nombreux poissons sont reconnus comme d'importants prédateurs de types de bivalves. Si la majorité d'entre eux appartiennent à la famille des requins, cela concerne également les téléostéens, et en particulier les poissons plats tel que les limandes, carrelets,... Cependant, si ces derniers semblent restreints à des proies de petite taille, inférieure à 3 centimètres, principalement à cause de la faible puissance de leur mâchoire, les requins ne semblent pas avoir de limite de taille. L'huître perlière (qui n'en est pas une), *Pinctada margaritifera*, est fréquemment attaquée alors que certains spécimens peuvent atteindre plus de 20 centimètres de long.

Tous les poissons utilisent cependant la même méthode assez simple : ils broient la coquille de l'huître avec leurs mâchoires et n'ont plus alors qu'à la manger. La raie, se déplaçant en bancs, peut causer d'importants dégâts si l'une d'elle s'installe dans les parcs d'un ostréiculteur.

Dans le registre fossile, les genres *Hybodus* et *Rhinobatos* aux mâchoires broyeuses semblent avoir été reconnus au Jurassique, comme arpenteurs des zones peu profondes et

prédateurs de bivalves (Carter, 1967). Plusieurs niveaux particulièrement riches en huîtres et en poissons « prédateurs » peuvent être également signalés dans le Crétacé charentais.

4.3.2.1 *Les « faluns » d'Archingeay de sa « nurserie » à sélaciens*

Les faluns d'Archingeay qui marquent le début de la série marine cénomaniennne (fig. 2-2) (Vullo 2002, 2003), et voient le développement de trois prédateurs d'huître potentiels. Ont ainsi été identifiés quelques dents de Pycnodontiformes (fig. 4-14), mais surtout de nombreux restes du requin broyeur *Tribodus* (fig. 4-14), ainsi que des dents d'une raie appartenant au genre *Pseudohypolophus* (fig. 4-14). La taille de ces dents est particulièrement petite comparée à celle des autres assemblages connus. Ceci peut s'expliquer par deux hypothèses : soit les petites dents résultent d'un tri taphonomique, soit elles proviennent d'un biotope particulier que l'on pourrait qualifier de « nurseries ». De telles concentrations de juvéniles se développent généralement dans l'actuel dans des zones abritées. Si le schéma paléogéographique proposé par Vullo *et al.*, (2003) plaide en faveur de cette seconde hypothèse, l'abondance des huîtres de petites tailles (Type *Rhynchostreon suborbiculatum*) vient renforcer cette idée. En effet, la seule présence d'une zone abritée ne suffit pas au développement d'une telle nurserie. La nutrition des poissons juvéniles demande probablement une nourriture adaptée à leur taille. La présence de ces petites huîtres, des foraminifères et des échinides font alors sans aucun doute un met de premier choix. Dans cette hypothèse, le développement d'une telle nurserie est donc conditionné par un environnement particulièrement favorable, mais également par l'abondance de bivalves de petites tailles aux coquilles peu robustes telles que celles des huîtres.

4.3.2.2 *Le Cénomanien supérieur et sa faune à Pycnodontiformes (fig. 4-14)*

Le groupe des poissons Pycnodontiformes possédant une importante mâchoire de dents broyeuses est d'après Rayner (1958) « restricted by their feeding habits to ... waters with a rich shelly fauna ». Ce groupe se développe de manière importante dans les sous-unités C4, D et E des coupes de l'Angoumois (Carrières Roulet) et de l'embouchure de la Charente (Ile Madame). On peut ainsi dans les premiers faciès du Cénomanien supérieur recenser l'apparition de 3 à 4 espèces de poissons appartenant au groupe des Pycnodontiformes (dont une espèce géante rencontrée dans le C4 apparaissant simultanément à l'Ile Madame et dans le secteur d'Angoulême) et le retour de la raie du genre *Pseudohypolophus*. Il est à noter que ces niveaux sont le siège d'important développement d'environnements à huîtres : le C4 possède des lumachelles à *Rastellum diluvianum* (l'Ile Madame) et à *Pycnodonte biauriculata* (Roulet), l'unité D contient de nombreuses *Ceratostreon flabellatum* (Roulet), enfin l'unité E est marquée par de vastes bioconstructions à *Pycnodonte biauriculata* (Roulet, Ile Madame). Tous ces assemblages d'huîtres sont constitués pour la première fois dans le Cénomanien d'une majorité d'espèces de grande taille (comprises en général aux alentours de 10 centimètres). Cette augmentation de taille chez les huîtres semble être synchrone du développement de poissons pycnodontiformes géants (d'une taille probablement supérieure au mètre). Par ailleurs, la prédation des pycnodontes (huîtres) par des pycnodontes (poissons) est surprenante !!!

Il faut cependant remarquer que les poissons n'ont pas d'une manière générale de régime alimentaire très spécifique. Ils se repaissent de tout, puisque que l'on rencontre fréquemment des régurgitations mélangeant des restes d'échinides et des fragments d'astérides. Le développement de la taille des pycnodontiformes pourrait être également lié à la prédation des nautilus oxycônes ou des échinides côtiers (*Catopygus*, *Mecaster*) apparaissant également en C4.

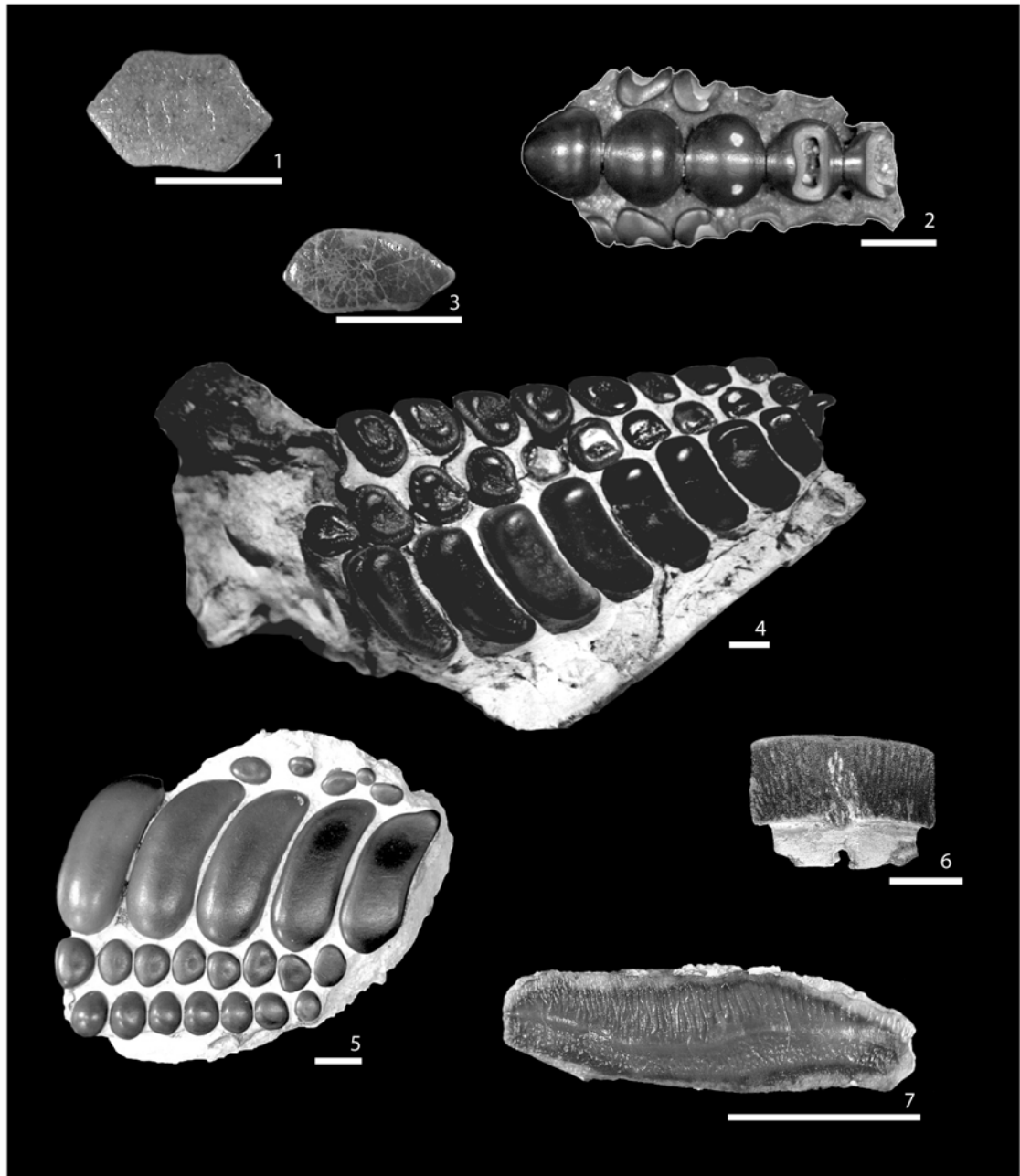


Figure 4-14 : Prédateurs potentiels d'ostréidés:

1- *Tribodus morlati* (requin hybodonte),

Les Renardières (17), Cénomanien inférieur (B1) ; vue occlusale (coll. Vullo).

2- Pycnodontiforme indét.,

Les Renardières (17), Cénomanien inférieur (B1) ; denture vomérine, vue occlusale (coll. Vullo).

3- *Pseudohypolophus mcnultyi* (batoïde),

Les Renardières (17), Cénomanien inférieur (B1) ; vue occlusale (coll. Vullo).

4- Pycnodontiforme indét.,

Ile Madame (17), Cénomanien supérieur (C4) ; denture spléniale, vue occlusale (coll. Bénéfice).

5- *Anomoeodus* sp.,

Le Pilou (17), Campanien supérieur (CIVb) ; denture spléniale, vue occlusale (coll. Vullo).

6- *Rhombodus* sp.,

Meschers (17), Campanien supérieur (CVIII) ; vue labiale (coll. Vullo, MSH35)

7- *Heterodontus rugosus*,

Le Caillaud (17), Campanien supérieur (CV) ; vue occlusale (coll. Vullo, CLD7)

échelle=5mm

4.3.2.3 *Le Campanien supérieur*

Le Campanien supérieur est également connu pour sa faune riche en poissons, dont de nombreux représentants sont dotés d'une dentition broyeuse. Ces formes sont donc potentiellement prédatrices de bivalves et plus particulièrement d'huîtres. On retrouve ainsi des requins du genre *Heterodontus*, des raies du genre *Rhinobatos* et *Rhombodus* (fig. 4-14) et de nombreux pycnodontiformes. Les huîtres sont en fait relativement abondantes le long des coupes et leur occurrence optimum se situe tout comme les poissons broyeurs dans la biozone CVIII. La seule objection venant contraindre cette observation est que les dents trouvées se situent préférentiellement dans les vires situées entre deux lumachelles. Deux hypothèses peuvent expliquer ce phénomène :

- ceci peut être dû à un biais d'échantillonnage ; les dents sont en effet beaucoup plus facilement repérables lorsqu'elles ressortent en relief d'un niveau lisse et dégagé, que lorsqu'elles sont abritées derrière une coquille ; l'œil est également beaucoup moins distrait et permet un ramassage plus exhaustif ;
- l'autochtonie des faunes n'est pas toujours évidente ; dans de nombreuses lumachelles, les faunes peuvent parfois sembler remaniées ; si cela n'induit pas de biais majeur dans la reconstitution des environnements par la seule utilisation des huîtres, il est possible d'envisager que les dents de poissons sont fréquemment vannées et re-déposées dans les vires marneuses assujetties à des environnements plus calmes.

4.3.3 Les organismes foreurs

L'état de préservation des ostréidés n'est évidemment pas toujours des plus exceptionnels. L'origine de ces altérations est souvent difficile à interpréter : une coquille cassée ne laisse que rarement des indices sur l'agent responsable de sa destruction. S'agit-il d'un effet de la compaction, d'une tempête ou de la dent broyeuse d'un pycnodonte ?

Si la présence de perforation(s) caractérise l'action d'un prédateur, d'un parasite ou d'un colonisateur post-mortem, il ne renseigne que difficilement sur l'organisme qui en est auteur. Plusieurs de ces agents (fréquemment décrit dans la littérature sur les bivalves actuels ou fossiles) semblent avoir été reconnus parmi les nombreuses coquilles perforées du Crétacé charentais.

Parmi les coquilles de petite taille, il est ainsi fréquemment rencontré des spécimens portant sur leur valve operculaire une ou deux perforations de taille millimétrique (1 à 2mm). Ce type de perforation est fréquemment attribué à l'action de gastéropodes prédateur (Carter, 1967 ; Dietl, 2002 ; Vullo *et al.*, 2003...). De tels exemples sont ainsi observables dans les séries de « faluns » de la coupe d'Archingeay (sous-unité B1). Seules les *Rhynchostreon suborbiculatum* (de petite taille) sont affectées (fig. 4-15a) alors que les *Ceratostreon flabellatum* semblent quant à elles préservées de ce type de perforation. L'épaisseur de la coquille est probablement liée à cette prédation sélective.

Cependant les *Ceratostreon flabellatum* ne sont pas non plus à l'abri des organismes foreurs. Elles sont fréquemment criblées de multiples petits trous attribués à l'action de clones. Si ce type de parasitisme est relativement rare sur des assemblages d'huîtres peu denses (inférieur à 5-10 individus par mètres), il est par contre très fréquent dans les lumachelles. Toutes les bioconstructions à *Pycnodonte biauriculata* du Cénomanién supérieur, ou à *Rhynchostreon suborbiculatum* du Cénomanién terminal (sous unité G1 de

Port-des-Barques) ou enfin à *Pycnodontes vesicularis* du Campanien supérieur (fig. 4-15b) sont ainsi marquées par l'action des clones.

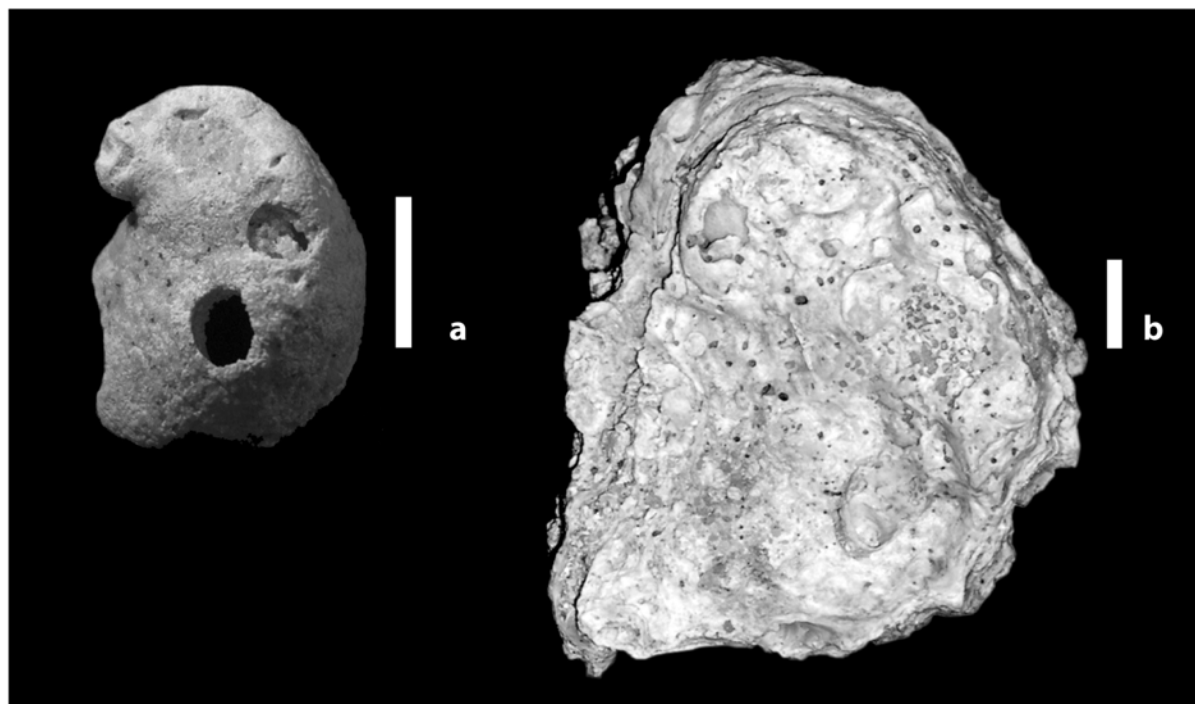


Figure 4-15 : Huîtres perforées.

a- *Rhynchostreon suborbiculatum*, valve gauche montrant deux perforations réalisées par des gastéropodes (?); Cénoomanien inférieur (B1), Archingeay. IGR 25556

b- *Ceratostreon flabellatum*; spécimen complet montrant sur sa valve operculaire de nombreuses perforations réalisées par des clones (?); Cénoomanien inférieur (B1), Archingeay. IGR 25557
échelle=1cm

5 Conclusions séquentielles

Cette étude révèle l'intérêt des ostréidés dans les analyses séquentielles du niveau marin.

La structure globale des assemblages (morphologie 2D/3D, densité des populations...) est fortement contrôlée par la dynamique sédimentaire. Les pics d'abondances en ostréidés surlignent ainsi fréquemment des discontinuités sédimentaires (surface d'inondation maximale, surface de non-conformité et surface d'inondation). Cependant, sur la simple observation morphologique des assemblages, il ne n'est pas encore possible d'identifier clairement les surfaces ni de hiérarchiser les séquences. Des analyses complémentaires de ces milieux de dépôt sont alors nécessaires.

L'étude de la composition spécifique en ostréidé peut alors répondre à cette attente. En effet, les ostréidés colonisent sur la plateforme une grande variété de milieux très différents. La seconde partie de cette étude vient ainsi appréhender les modalités de répartition de chacune des espèces recensées par rapport à de nombreux paramètres abiotiques (agitation du milieu, bathymétrie, nature et de degré d'induration du substratum, oxygénation, turbidité, salinité). Même les espèces à vaste répartition (impliquant théoriquement un faible pouvoir de discrimination) peuvent présenter plusieurs morphotypes le long du profil de dépôt. Ce phénomène d'écophénotypisme connu chez de nombreux autres groupes permet donc de tirer parti de ces espèces ubiquistes.

Enfin, la distribution écologique des huîtres fut également confrontée à la dynamique de répartition des espèces associées. Ces dernières peuvent en effet perturber le modèle de répartition des ostréidés précédemment établie (comme certains rudistes) ou être simplement une sources d'informations complémentaires pour les analyses paléoécologiques et séquentielles futures (échinides).

Chapitre V

Enregistrements des fluctuations paléoenvironnementales par les coquilles : données sclérochronologiques et isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ & $\delta^{18}\text{O}$)

Enregistrements des fluctuations paléoenvironnementales par les coquilles : données sclérochronologiques et isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{18}\text{O}$)

1 Introduction

1.1 Problématique

Comme montré dans les chapitres précédents, les huîtres peuvent se développer sous l'influence de nombreuses conditions environnementales. Il est alors souvent possible de reconstituer les caractéristiques qualitatives de ces milieux d'après les espèces et les associations d'espèces présentes sur le site. Dans ce chapitre nous proposons de tester les modalités d'enregistrement des paramètres du milieu par la coquille afin de procéder à des reconstitutions quantitatives des paramètres environnementaux. En raison de la croissance accrétoire des huîtres, il est potentiellement possible de décrire les fluctuations physico-chimiques et biologiques du milieu à haute résolution sur des échelles de temps allant du mois à quelques années. Deux séries d'analyses sont nécessaires pour mener à bien cette étude.

- (1) Analyses sclérochronologiques des coquilles : l'édification de la microstructure des bivalves en général est connue pour être fortement influencée par les paramètres environnementaux externes (Panella and MacClintock, 1968; Clark II, 1977; Schein *et al.*, 1991; Steubert, 1996, 1999; Andreasson, 1999; Hickson, 1999; Schöne, 2002...). La sclérochronologie, ou étude des incréments coquilliers, nécessite une analyse microstructurale de la coquille et une compréhension de la nature de cette coquille. Elle permet d'appréhender le milieu d'après la rythmicité des arrêts ou des changements dans la vitesse de croissance. Il est également possible d'accéder à l'âge absolu de l'animal et ainsi de pouvoir reconstituer des courbes théoriques de croissance pour chacun des assemblages étudiés. Cette dernière analyse permet à la fois de mieux cerner la biologie des organismes étudiés (ici l'espèce *Pycnodonte bauriculata* du Cénomanien supérieur) et de faire le lien entre les études effectuées à l'échelle de la coquille et celles effectuées à l'échelle des organismes et d'une population.
- (2) Analyses des isotopes stables du carbone et de l'oxygène: l'approche géochimique a montré son intérêt dans la reconstitution des paramètres du milieu, notamment pour l'obtention de paléotempératures (Epstein *et al.*, 1953 ; Craig, 1965, Anderson et Arthur, 1983...). Cependant, il existe encore actuellement de nombreuses incertitudes sur les mécanismes précis responsables de la biominéralisation. Il s'agit notamment de comprendre et quantifier pour chacune des espèces, (1) quelle est la proportion de la coquille à cristalliser en équilibre avec les paramètres de l'eau de mer et (2) quel est le rôle des paramètres physiologiques de l'animal dans l'édification de la coquille. Par conséquent, il faudra (1) étudier une espèce actuelle (*Neopycnodonte cochlear*) afin de calibrer l'enregistrement du signal, (2) tester la variabilité du signal chez différents groupes (*Ceratostreon* et *Pycnodonte*) au cours du Crétacé supérieur, et (3) utiliser ces résultats pour une meilleure compréhension des paléoenvironnements au Cénomanien supérieur et au Campanien supérieur.

1.2 La coquille des bivalves

1.2.1 Structure de la coquille

La coquille des bivalves se constitue de trois couches principales, le périostracum, l'ostracum et la nacre. Dans la plupart des cas, l'ostracum (ou couche prismatique) peut être divisé en trois « sous-couches » que sont l'ectostracum, le mésostracum et l'endostracum qui se distinguent par une différence de microstructure. Chez les huîtres, les trois couches composant l'ostracum possèdent le même type de structure, ce qui rend leur distinction impossible.

1.2.1.1 Le périostracum

Situé à l'extérieur de la coquille, le périostracum est une membrane organique reliée au manteau et sécrétée par des glandes spécifiques. Elle est principalement composée de protéines sclérifiées. Cette couche mince très fragile disparaît au cours du temps et n'est jamais préservée à l'état fossile. Le périostracum a plusieurs rôles :

- il protège 1) les parties carbonatées des effets de la corrosion et de l'érosion, 2) l'organisme vis à vis des attaques biologiques et 3) l'organisme de la dessiccation lors d'éventuelles expositions aériennes ;
- il fournit un premier substrat propice au dépôt d'éléments minéraux sur le bord de la coquille ;
- il contribue à la fixation de pigments favorisant ainsi leur rôle éventuel de dissuasion ou de camouflage.

Le développement du périostracum peut être très inégal suivant les espèces. Il est généralement plus épais 1) chez les bivalves d'eaux douces qui doivent se protéger d'une eau plus acide que les organismes marins (Tevesz et Carter, 1980), 2) chez les formes endobenthiques colonisant des vases riches en matière organique et 3) chez les espèces des sources hydrothermales.

De manière générale, le périostracum des huîtres peut être considéré comme assez fin (Langlet, 2002). Cependant, il existe des disparités importantes entre espèces, les genres *Hyotissa* ayant par exemple un périostracum nettement moins développé que chez le genre *Striostrea* (Stenzel, 1971).

1.2.1.2 Les couches prismatiques

1.2.1.2.1 Minéralogie

L'aragonite et la calcite sont les deux formes cristallines principales de carbonate de calcium (CaCO_3) existant chez la coquille des bivalves. Chez les ptériomorphes, la construction de la coquille se fait majoritairement sous la forme de calcite bien que la forme aragonitique soit également présente. Chez les huîtres, les parties aragonitiques sont restreintes au stade larvaire, aux zones d'attaches du ligament (le résilifère) et des muscles adducteurs (principal et de Quenstedt). L'empreinte musculaire, qui est souvent retrouvée sous forme d'une dépression, témoigne alors de la disparition de cette partie en aragonite, qui est moins stable que la calcite. Tout le reste de la partie minéralisée de la coquille est donc entièrement de nature calcitique.

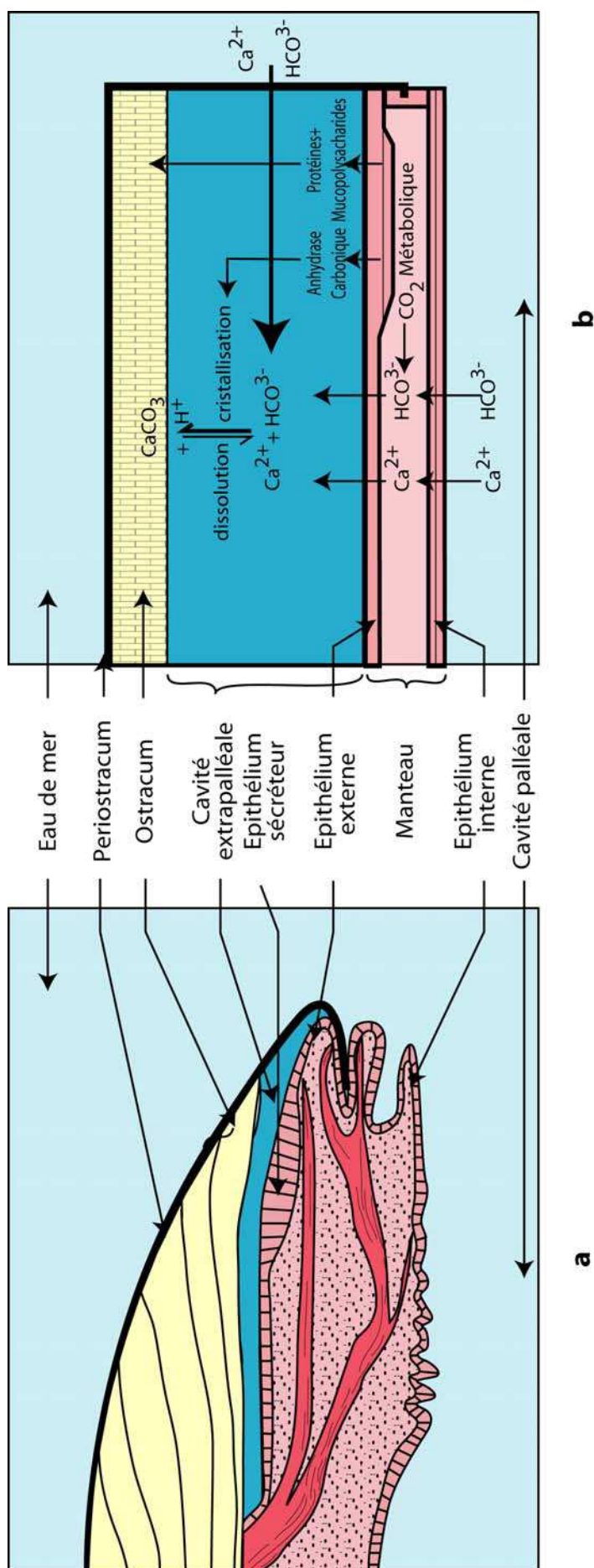


Figure 5-1: La biominéralisation.
a) Schéma d'une coupe radiale au niveau de la marge ventrale montrant les relations entre la coquille et le manteau (d'après Wilbur & Saleuddin, 1983)
b) Compartiments et flux ioniques et moléculaires intervenant dans la construction de la coquille d'un bivalve (modifié, d'après Hickson et al. (1999))

1.2.1.2.2 Structure

La coquille des bivalves est particulière. Bien qu'elle soit principalement constituée d'un élément chimique simple, le CaCO_3 , son organisation est très complexe. On appelle structure de la coquille l'organisation interne du CaCO_3 dans la coquille. Trois niveaux d'organisations peuvent être différenciés (Langlet, 2002) :

- **l'architecture de la coquille** reflète l'agencement spatial des grandes unités microstructurales par rapport à la morphologie de la coquille (orientation par rapport aux axes ou aux surfaces de croissance) ;
- **la microstructure** définit l'arrangement et la combinaison des diverses unités structurales de base (plaquette, lamelle, baguette...) à l'origine d'une grande variété de types microstructuraux ; plus d'une cinquantaine de genres microstructuraux, répartis dans sept groupes majeurs, ont pu être recensés (prismatique, sphérulitique, laminaire, croisé, homogène, pique ou spicule isolé, cristaux isolé) ;
- **les faciès microstructuraux** correspondent à des regroupements de types microstructuraux (ou un ensemble de types microstructuraux) semblables ; ils peuvent donc regrouper plusieurs stries de croissance différentes et correspondent par conséquent à des unités diachrones.

1.2.1.3 La nacre

La couche de nacre diffère de la couche prismatique par une structure simplement feuilletée et par une plus grande abondance de protéine. Cette couche très fine couvrant l'intérieur de la coquille est donc fragile et disparaît lors de la fossilisation.

1.2.2 Processus de minéralisation de la coquille

Les processus de biominéralisation se situent à la limite de la chimie inorganique et de la biologie. La biominéralisation fait intervenir deux processus successifs que sont (1) la mobilisation des composants des cristaux et (2) l'édification des cristaux et leur agencement complexe dans la coquille. Quatre compartiments sont mis en jeu : (1) le manteau, (2) la cavité extrapalléale, (3) la coquille et (4) le milieu extérieur (fig. 5-1).

1.2.2.1 Le manteau

Le manteau est un tissu complexe recouvrant les organes de la cavité palléale. Il est la seule partie « vivante » des quatre compartiments cités et contrôle donc principalement les processus responsables de la biominéralisation. Le manteau est ainsi responsable :

- du transport passif ou actif de nombreux éléments (notamment Ca^{2+} et HCO_3^-) entre, la cavité palléale (~le milieu extérieur), l'hémolymphe, la cavité extrapalléale ; il est à noter que si le calcium nécessaire à la formation de la coquille pénètre dans d'autres parties du corps, il est re-acheminé en grande partie vers le manteau ;
- de la sécrétion de composés organiques (protéines et mucopolysaccharides) servant dans la détermination des formes cristallines du CaCO_3 et de leur organisation microstructurale ;
- de la sécrétion du périostracum par une série de glandes situées sur la zone marginale du manteau ;
- de la sécrétion de l'anhydrase carbonique ; cet enzyme catalyse la réaction d'addition d'une molécule d'eau sur une molécule de gaz carbonique pour donner l'acide carbonique qui se dissocie au pH physiologique en un ion bicarbonate et un proton ;

cette réaction est réversible et aboutit à un état d'équilibre que la catalyse enzymatique ne change pas.

Si toute la surface épithéliale externe du manteau est mobilisée pour la production de telles substances, la zone marginale semble présenter une activité métabolique plus importante :

- les cellules épithéliales du manteau se localisant le long de cette bordure se distinguent morphologiquement des autres par un développement plus important ;
- le taux de croissance le plus important se localise essentiellement sur cette même bordure, cela témoignant alors d'une concentration locale plus importante de sécrétions.

Les zones centrales et marginales se distinguent classiquement sur la coquille par l'apparition d'une ligne palléale entre les deux parties.

1.2.2.2 La cavité extrapalléale

La cavité extrapalléale se définit comme l'espace situé entre la surface épithéliale externe du manteau et la coquille. C'est un espace en partie isolé de l'extérieur par le périostracum bien que de nombreux composés (tel le CO_2 dissous de l'eau de mer) semblent pouvoir passer au travers (Hickson *et al.*, 1999). Le liquide extrapalléal qu'elle contient est le siège des processus physico-chimiques responsables de la fabrication de la coquille. Il y règne une différence de potentiel positive résultant de la diffusion passive du calcium.

Les échanges ioniques et les réactions chimiques ayant lieu dans ce compartiment sont résumés dans la figure 5-1b. Les ions bicarbonates proviennent à la fois de l'eau de mer de la cavité palléale (via le manteau), de l'eau de mer (directement par le périostracum), et du CO_2 produit par l'activité métabolique générale du manteau.

Il est à noter que l'eau de mer fournit également les ions calcium (via le manteau ou directement par le périostracum). Le détail des transferts des éléments traces (Mn, Mg, Cu, Fe, Zn, Cd, Co, Cr, Ce...) n'est pas abordé dans cette étude puisque n'influençant pas sur les résultats géochimiques.

1.2.2.3 Édification et agencement des cristaux dans la coquille

L'édification de la coquille est le résultat d'un équilibre dynamique entre deux mécanismes que sont la précipitation et la dissolution calcique. Ce dernier phénomène, souvent méconnu, permet notamment de neutraliser les effets nocifs de la baisse du pH induit par la production d'acide succinique par le métabolisme lorsque celui-ci fonctionne en anaérobiose. Ce mécanisme est fréquent puisqu'à chaque période de stress (hausse de turbidité, exondation...) la coquille se ferme et épuise rapidement l'oxygène contenu dans la cavité palléale. Ce processus conduit donc à la formation de marques internes et permet ainsi de mettre en évidence des surfaces isochrones correspondant à des stries de croissance.

C'est à partir d'un grain minuscule, le nucleus, que les cristaux grossissent et s'assemblent. Ce nucléus semble être initié dans un premier temps par le périostracum sur la bordure de la coquille. Par la suite, la couche prismatique consiste en une superposition de lamelles organiques particulières qui se scindent localement au contact du liquide extrapalléal en «substance périostracale» (formant le fourreau des prismes et déterminant sa forme) et en conchyoline (qui intègre les composants calcaires pour former des prismes mixtes, «organo-calcaires»). Les lamelles successivement élaborées par le manteau se superposent si exactement que les fourreaux des prismes coïncident d'une couche à la suivante et se soudent.

2 Analyse sclérochronologique

2.1 Problématique

La sclérochronologie est aux coquilles ce que la dendrochronologie est aux arbres. Il est possible de lire dans les coquilles l'histoire des organismes qui les ont édifiées, et notamment de comprendre quels furent les aléas environnementaux qui influencèrent leur croissance. Cet enregistrement très précis permet de suivre chez de nombreuses huîtres actuelles des enregistrements quotidiens et ce, sur plusieurs années.

Le but de cette étude est de comprendre quels sont les paramètres environnementaux à l'origine des changements de microstructures dans la coquille de l'espèce *Pycnodonte biauriculata* (Cénomaniens supérieur). Dans un premier temps, ces résultats devraient permettre d'accéder à l'âge absolu des organismes. Alors, une reconstitution des courbes de croissance pourra être entreprise afin de comprendre quels furent les milieux les plus propices au développement des bioconstructions à *Pycnodonte biauriculata*.

2.2 Méthodologie

2.2.1 Matériel

Le choix des *Pycnodonte biauriculata* pour cette étude fut avant tout encouragé par l'importance du développement coquiller chez cette espèce permettant une observation aisée des stries de croissance. De plus, étant donnée la faible extension temporelle de cette espèce (cf. Chapitre 1) et le nombre d'affleurements disponibles pour ce niveau, il paraissait important de pouvoir comparer plusieurs populations quasiment contemporaines. Cinq populations ont donc été échantillonnées :

- deux populations proviennent de l'unité E de la coupe de l'Ile Madame, l'une dans la bioconstruction la plus basale, l'autre dans l'un des lits épars localisés une trentaine de centimètres au-dessus (fig. 2-12) ;
- deux populations proviennent de la coupe de l'ancienne carrière de Roulet, l'une dans la lumachelle de la sous-unité C4, l'autre dans la bioconstruction de l'unité E (fig. 2-13) ;
- une population sur le site de La Dionnière un gisement situé dans la Sarthe sur la bordure ouest du Bassin Parisien.

L'échantillon de cette dernière population provient de la formation des Marnes à Pycnodontes dans la région angevine. Cette formation peut être décrite comme une succession de marnes et de calcaires marneux particulièrement riche en faunes. On peut ainsi observer plusieurs lumachelles d'huîtres constituées principalement de *Pycnodonte biauriculata*, *Rhynchostreon suborbiculatum* et *Ceratostreon flabellatum*. Cette formation a suscité de nombreuses études de par le repère lithostratigraphique du Cénomaniens supérieur qu'elle constitue dans toute la région (Couffon, 1936 ; Juignet, 1973 ; Louail, 1984 ; Kennedy *et al.*, 1981). La coquille étudiée a été prélevée au sein d'une lumachelle située dans une barre carbonatée au milieu de cette formation. D'après l'organisation et la préservation des coquilles, cette lumachelle peut être interprétée comme une accumulation « *in situ* ». On peut cependant remarquer que malgré les importantes bio-corrosions engendrées par des clones et les nombreux encroûtements qui les affectent (bryozoaires et serpulidés principalement), les individus sont très peu roulés, ce qui témoigne classiquement d'un faible transport. La faune associée (échinides, gastéropodes, et autres bivalves) indique un environnement marin franc infralittoral que l'on peut qualifier d'ouvert au vu des quelques ammonites (Kennedy *et al.*, 1981) et foraminifères planctoniques récoltés (Juignet, 1973 ; Louail, 1984). Ces derniers

permettent également de positionner stratigraphiquement cette formation dans la zone à Naviculaire.

L'analyse de ces quelques population du Cénomanién supérieur devrait permettre ainsi d'étudier de manière plus approfondie les conditions dans lesquelles se développaient ces importantes colonies de *Pycnodonte bauriculata*.

2.2.2 Préparation et observation du matériel

Dans chacune des populations étudiées est prélevée une série d'individus (entre 20 et 30 suivant les affleurements) sur lesquels a été réalisée une coupe longitudinale perpendiculaire aux stries de croissances. La surface de ces coupes est ensuite polie pour éliminer d'éventuelles marques de scies pouvant interférer sur les observations. Finalement, les différentes stries de croissance et les différences microstructurales sont révélées par une légère attaque acide de 10 minutes à l'acide acétique (5%). Les incréments coquillés ressortent alors suffisamment pour permettre une observation de ces coupes sous un simple microscope binoculaire (grossissement).

2.2.3 Modèle de croissance de Von Bertalanffy

L'objectif principal de cette partie est de modéliser la croissance de l'animal. L'usage des fonctions mathématiques pour décrire la croissance est très ancien. Plusieurs modèles ont été proposés au cours du temps (Gompertz, 1825 ; courbe logistique : Verhulst, 1838 ; Richards, 1959), mais le choix du modèle de croissance proposé par Von Bertalanffy reste le plus répandu, notamment dans l'étude des bivalves (Galluchi et Quinn, 1979; Kaufmann 1981 Tanabe, 1988 ; Jones *et al.*, 1990 ; Jones et Gould, 1999). Ce modèle, parfois appelé Brody-Bertalanffy [d'après les travaux de Von Bertalanffy (1938, 1957), et Brody (1945)] fut le premier modèle spécifiquement dédié à la croissance des individus. Il se base sur une analyse bio-énergétique simple. L'individu est considéré comme un simple réacteur chimique dynamique où les entrées (l'anabolisme) sont en compétition avec les sorties (le catabolisme). Le bilan de ces deux flux est la croissance. L'anabolisme est plus ou moins proportionnel à la respiration, elle-même en relation avec la surface du corps (Von Bertalanffy, 1957). Le catabolisme peut être considéré comme proportionnel au volume (ou au poids). Cette relation peut être mise sous la forme d'une équation différentielle où $Y(t)$ représente un volume ou un poids au temps t :

$$\frac{dY(t)}{dt} = a \cdot Y(t)^{2/3} - b \cdot Y(t) = 3k \cdot \left[Y_{\infty}^{1/3} \cdot Y(t)^{2/3} - Y(t) \right]$$

En résolvant cette équation, on obtient le modèle de Von Bertalanffy du volume :

$$Y_t = Y_{\infty} \left[1 - e^{-k \cdot (t - t_0)} \right]^3$$

Cette équation peut encore être simplifiée si la variable mesurée est unidimensionnelle (ex : la longueur de la coquille) et donc une racine cubique du volume ou du poids :

$$H_t = H_\infty \left[1 - e^{-k \cdot (t - t_0)} \right]$$

(avec t =âge de l'individu, t_0 =âge où $H=0$, H_t =la taille à l'âge t , H_∞ =taille maximale asymptotique, k =constante de croissance)

Les deux équations représentent des modèles de croissance asymptotique, mais les courbes correspondant à cette deuxième équation sont dépourvues de points d'inflexion. La vitesse de croissance d'un tel paramètre est maximale au début et diminue progressivement jusqu'à zéro. La taille ne peut alors dépasser une asymptote horizontale d'équation $Y(t)=Y_\infty$.

En pratique, la taille t_0 peut être considérée comme nulle.

Le paramètre k peut être calculé de la manière suivante. Pour chacune des populations étudiées est réalisée une régression linéaire par la méthode des moindres carrés sur les couples de mesures pris sur les spécimens à intervalles de temps fixes $[(H_1, H_2); (H_2, H_3), \dots, (H_{n-1}, H_n)]$. Puisque l'on cherche à mesurer des croissances annuelles, il faut utiliser cette unité comme intervalle de temps fixe (ou faire les corrections nécessaires par la suite). Les couples de valeurs utilisés dans cette étude sont la taille de chacun des faisceaux de croissance, de la charnière à sa terminaison asymptotique sur le bord de la coquille. Évidemment, chaque coquille peut donner plusieurs couples de données. Le coefficient directeur de la droite de régression obtenue est dH/dt . Or :

$$k = -\ln(dH/dt)$$

La croissance maximale asymptotique est égale à :

$$H_\infty = b/(1-a)$$

avec b et a les paramètres de la droite précédemment calculée.

Cette méthode permet ainsi d'établir des modèles de croissance pour des individus dont l'âge est ignoré. Ces opérations ont été réalisées sur 124 spécimens au total. Chacune des cinq populations est traitée de manière indépendante, ce qui permet de reconstruire les modalités de croissance correspondant aux différents environnements.

Une fois que les courbes sont reconstruites, il est possible d'accéder à l'âge absolu de chacun des organismes étudiés. Il suffit alors de retrouver sur quelle portion de cette courbe se situe chacun des spécimens.

2.3 Résultats

2.3.1 Rythmicité de la croissance coquillière

La construction d'une coquille n'est ni constante, ni homogène. Elle est constituée d'une succession de périodes de fortes vitesses d'accrétions, de périodes plus calmes, voire parfois de périodes de dissolution (cf. partie 1.2.2.3). De tels changements sont souvent induits par des facteurs de stress environnementaux aléatoires ou périodiques.

Les stress périodiques ainsi fréquemment évoqués sont l'influence des cycles tidaux (semi-journaliers, journaliers, bimensuels, mois synodiques, et grandes marées d'équinoxe) et solaires (journaliers ou saisonniers). Cependant, quels que soient ces paramètres cycliques, leur plus grande période d'influence ne semble pas dépasser l'année. A ces premiers facteurs responsables des arrêts de croissance peuvent se rajouter plusieurs autres non périodiques tels que les tempêtes, la pression des prédateurs ou tout autre événement induisant des modifications des conditions environnementales (extrême température, anoxie, turbidité...).

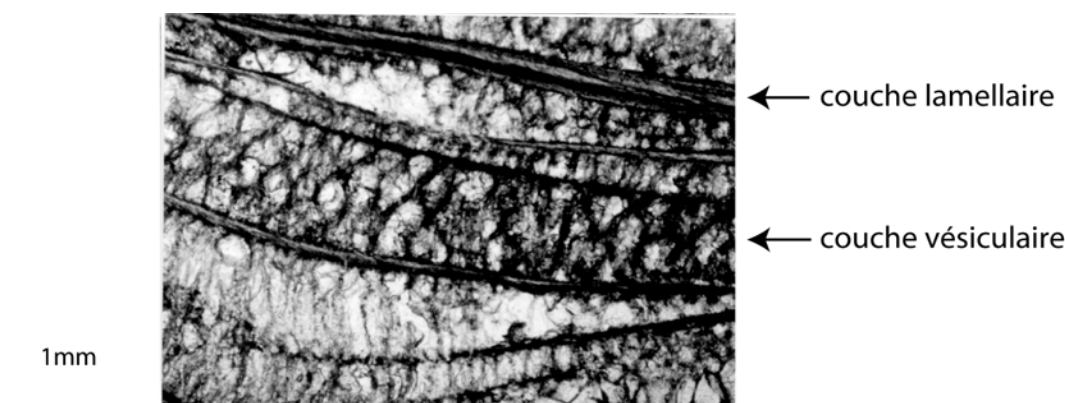


Figure 5-2 : Microstructure d'un *Pycnodonte biauriculata* (observation en lumière transmise)

Ces stries de croissance sont ici surlignées par l'alternance de deux types de microstructures, à savoir par des couches lamellaires et des couches vésiculaires (fig. 5-2). Ces couches sont hautement organisées en séries de faisceaux sigmoïdes. Chacun d'entre eux est délimité par l'apparition d'une couche lamellaire très importante qui s'est développée au détriment d'une couche vésiculaire. Ces faisceaux sont clairement identifiables à l'œil nu sur une coupe longitudinale (fig. 5-3). Ces sigmoïdes ont une épaisseur maximale généralement supérieure au centimètre. Il est cependant impossible de les mesurer sur une simple coupe puisque étant donnée la grande plasticité générale de la morphologie d'une huître, la zone d'accrétion maximale n'est pas toujours localisée au même endroit. La coupe passant au cœur d'un faisceau ne passe donc pas nécessairement au cœur des faisceaux alentours. On peut cependant remarquer que cette épaisseur varie beaucoup au cours de la vie de l'animal, et ce, indépendamment des facteurs externes :

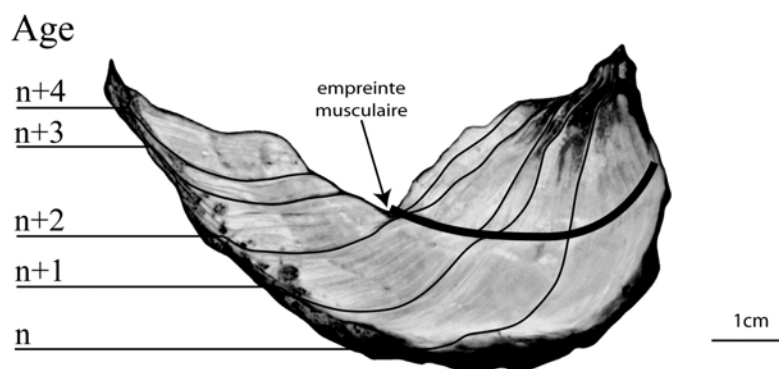


Figure 5-3 : Mise en évidence de faisceaux constitués d'une alternance de couches lamellaires et de couches vésiculaires. Chacun de ces faisceaux représente une année de croissance.

- comme tous les mollusques, la première partie de leur vie est considérée comme étant la plus rapide ; cependant, même si la croissance est rapide, celle-ci se fait essentiellement **en longueur** et non en épaisseur ; les faisceaux correspondant aux premières années de croissance sont ainsi rarement visibles ;
- la croissance de la coquille se fait ensuite principalement **en épaisseur** ; les faisceaux se développent de manière très importante ; ces premiers faisceaux visibles sont ainsi souvent les plus épais (fig. 5-3, entre « n » et « n+1 ») ;
- finalement, la fin de vie de l'animal est marquée par un **ralentissement** de la croissance ; les faisceaux deviennent alors de plus en plus fins (fig. 5-3, entre « n+3 » et « n+4 »).

De nombreuses études ont pu démontrer que ce type de structures cycliques s'organisait sur des périodes d'un an (Stenzel, 1971; Hong *et al.*, 1995; Jones et Gould, 1999; Kirby, 2000, 2001). De manière similaire (et en attendant une confirmation de la part des études des isotopiques des carbonates de ces coquilles), il sera pris comme hypothèse de travail que un faisceau correspond à une année de croissance (fig. 5-3). De même par analogie à l'actuel, les périodes de maximum de développement coquiller (correspondant aux stries de croissance les plus épais) correspondent aux périodes estivales (Hocquet, 1995 ; Langlet, 2002).

Ainsi, malgré le fait que la première partie de la croissance ne puisse être observée directement, cette hypothèse permet d'accéder à l'âge absolu des organismes et ainsi permettre d'entreprendre la modélisation de courbe de croissance.

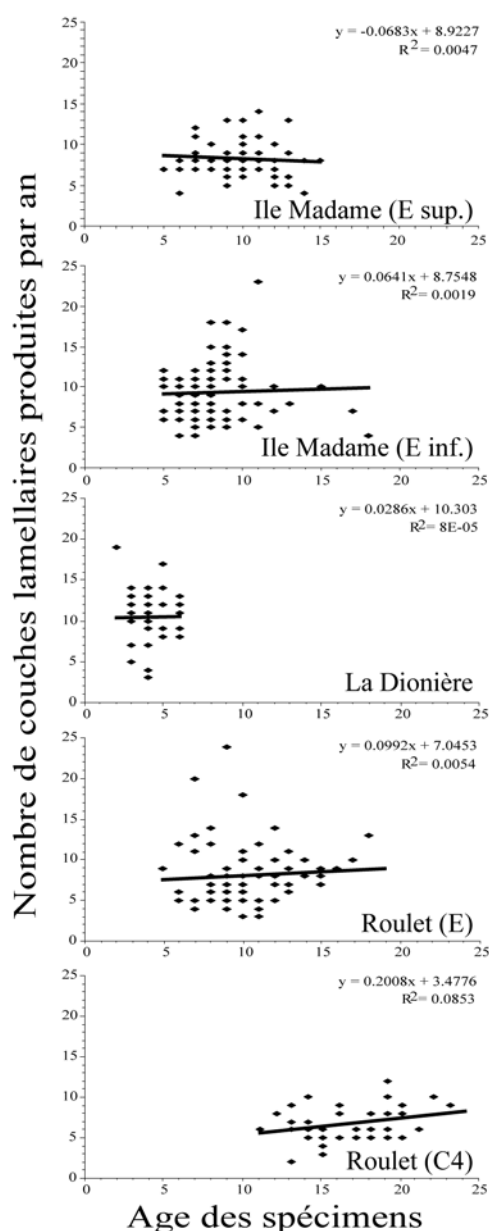


Figure 5-4 : Evolution du nombre de couches lamellaires au cours de la vie des *Pycnodonte biauriculata*.

Les périodes de faible développement de couches vésiculaires correspondent à des périodes de ralentissement du métabolisme de périodicité annuelle, probablement engendré par un stress thermique (cf. partie géochimie). Par analogie l'apparition d'une simple couche foliée peut être attribuée à un stress environnemental plus ponctuel (périodique ou non). Toute la difficulté réside alors dans le fait de savoir quels sont les paramètres responsables de stress chez *Pycnodonte biauriculata*. La figure 5-4 montre pour chacune des populations étudiées le nombre de couches foliées visibles dans un faisceau (correspondant donc à une année de croissance) en fonction de l'âge de l'animal.

Cette figure montre qu'il n'existe pas de relation entre l'âge de l'animal et le nombre de structures foliées. Il n'y a donc pas de perte de l'enregistrement environnemental de la coquille au cours du vieillissement de l'organisme. L'information est seulement plus condensée. C'est au contraire dans la première partie de la vie de l'animal, où les faisceaux ne sont pas encore apparus, que l'information sera la plus difficile à lire. Ces résultats surprenant sont ainsi en totale opposition avec ceux présentés par Tanabe (1988) qui furent effectués sur un veneride actuel, *Phacosoma japonicum*. D'après cet auteur, le nombre de stries de croissance produite chez cette espèce serait en diminution progressive au cours de la vie de l'animal.

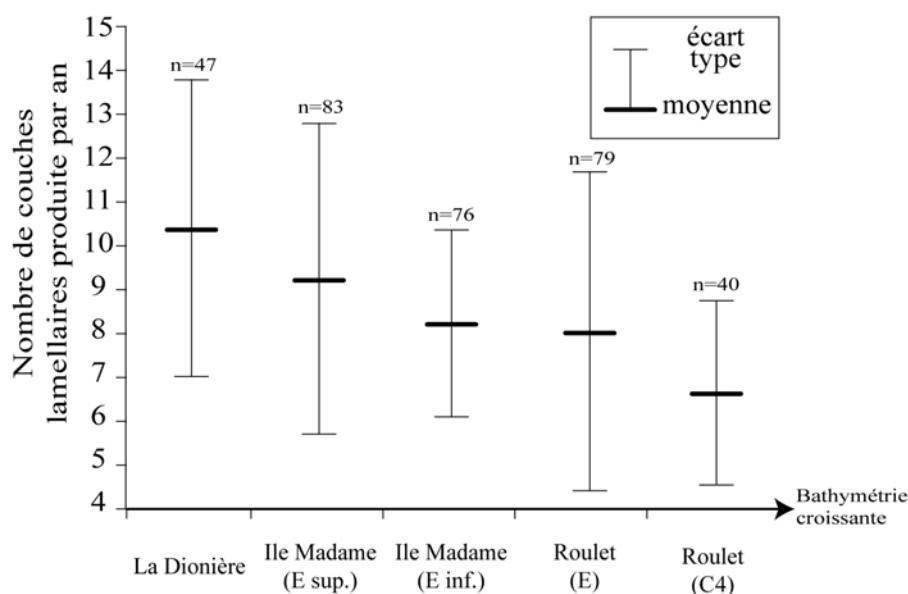


Figure 5-5 : Evolution du nombre de couches lamellaires produites par an pour chacun des sites étudiés.

Il paraît alors légitime de pouvoir moyenner le nombre de micro-incréments formés par an (fig. 5-5). Les cinq populations étudiées ne présentent pas de différence dans la fréquence de leurs micro-incréments. Cependant, en observant la distribution paléogéographique des affleurements (Platel, 1989 ; Moreau ; 1993), il est possible de constater que plus les colonies sont profondes, moins elles présentent de stries de croissances. Ce résultat est a priori normal puisque plus l'environnement est profond, plus il est stable. Cette faible fréquence d'événements perturbateurs implique donc que les *Pycnodontes biauriculata* vivaient dans un endroit relativement calme situé au-dessus de la thermocline, dont la principale source de perturbations dans la sécrétion de leur coquille était l'influence des marées synodiques et de quelques tempêtes.

2.3.2 Modélisation de la courbe de croissance

Les résultats des modélisations de croissance de chaque population sont repris dans les figures 5-6 et 5-7. Les deux paramètres servant à décrire la croissance sont H_{∞} , correspondant à la taille maximale théorique des coquilles, et k , représentant la vitesse de la croissance.

| | Ile Madame (E inf.) | Ile Madame (E sup.) | La Dionnière | Roulet (C4) | Roulet (E) |
|----------------|------------------------|------------------------|--------------|----------------|---------------|
| n | 76 | 83 | 49 | 47 | 91 |
| a | 0,92 | 0,89 | 0,76 | 0,98 | 0,94 |
| b | 7,65 | 9,75 | 18,75 | 3,82 | 6,64 |
| r ² | 0,95 | 0,93 | 0,78 | 0,96 | 0,95 |
| H_{∞} | 94,50 | 86,69 | 77,90 | 159,00 | 105,67 |
| k | 0,08 | 0,12 | 0,28 | 0,02 | 0,06 |

Figure 5-6 : Résultats des corrélations nécessaires au calcul des paramètres de croissance et valeurs de ces paramètres estimés.

(n=nombre de couples de données utilisés pour la régression ; a=coefficient directeur de la droite de régression ; b=ordonnée à l'origine de la droite de régression ; r²= coefficient de corrélation ; H_{∞} taille maximale théorique des coquilles ; k = vitesse de la croissance initiale.

Cette modélisation permet de mettre en évidence une grande disparité dans les modalités de croissance chez *Pycnodonte biauriculata* :

- entre les individus issus d'une même population (ex: Roulet (C4) sur fig. 5-7) ; cette variation peut être, a priori, intrinsèque à l'espèce ; les ostréidés sont, de manière générale, connus pour leur grande souplesse morphologique avec notamment leur aptitude au xénomorphisme ; si les individus étudiés dans cette analyse ne présentaient pas d'évidence de surface xénomorphe, leur morphologie n'en reste pas moins plastique ;
- entre les populations elles-mêmes (fig. 5-7) ; ces variabilités peuvent avoir plusieurs significations qu'il convient d'étudier plus profondément afin de comprendre dans quelles mesures les conditions environnementales peuvent influencer sur ces populations.

Parmi les cinq populations étudiées, il est alors possible d'observer trois types principaux de modèles théoriques de croissance.

- (1) Le premier type de courbe est celui de Roulet (C4). La vitesse de croissance est très réduite et peut être considérée comme quasiment constante. Aucun plateau correspondant à une croissance maximale n'est clairement défini.
- (2) Le deuxième type de courbe correspond à la population du site de La Dionnière. A l'inverse du cas précédent, la vitesse de croissance initiale est très forte et la croissance maximale théorique est rapidement atteinte et forme un plateau marqué.
- (3) Le dernier type de courbe est un modèle de croissance intermédiaire entre les deux précédents (sites de l'Ile Madame (E<) et (E>) et Roulet (E)). La vitesse de croissance initiale est moyenne et décroît ensuite progressivement.

Il s'agit alors de définir quels sont les paramètres responsables de la mise en place de tels assemblages et d'en conclure éventuellement sur les paramètres environnementaux régnant à cette époque. Cette étude permettra ainsi d'affiner les connaissances sur les conditions permettant le développement de cette espèce.

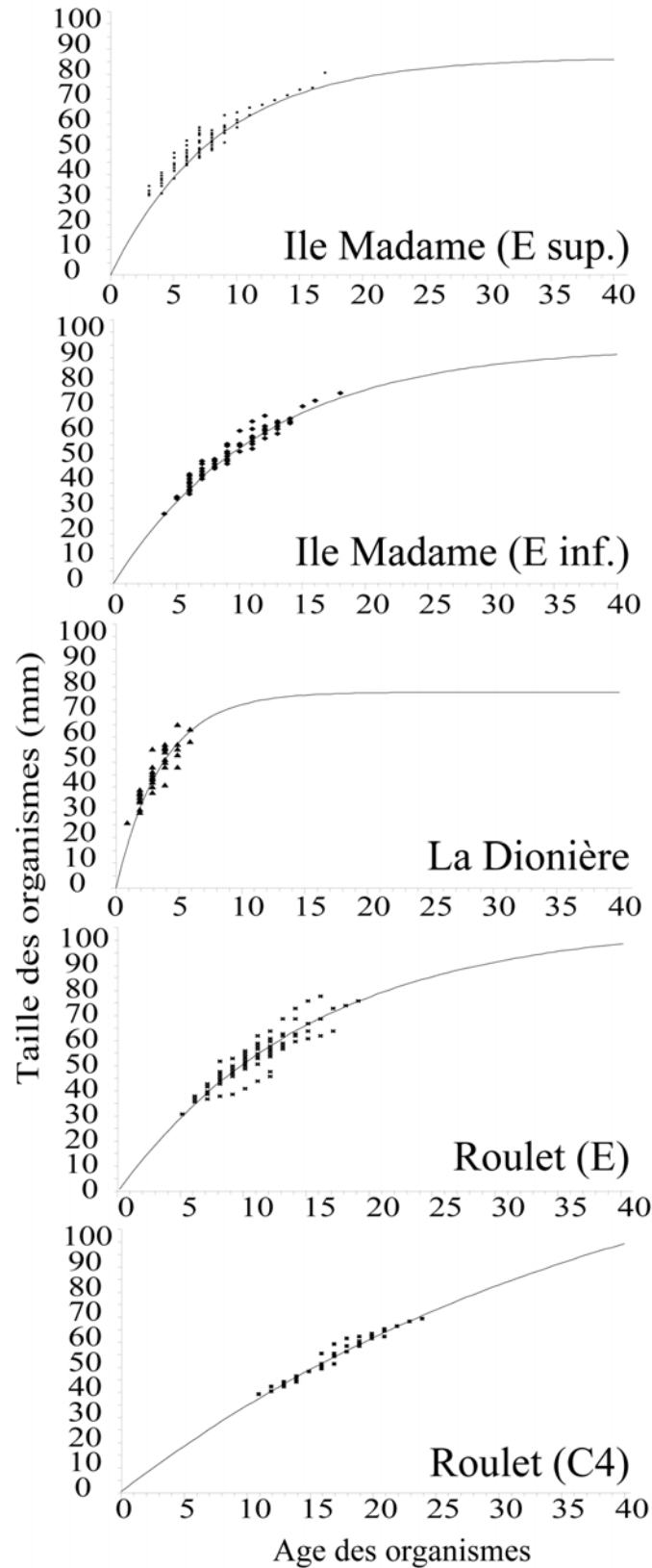


Figure 5-7: Courbes de croissance théoriques de *Pycnodonte biauriculata* pour les différents sites étudiés.

2.4 Discussion

2.4.1 Le site de Roulet (C4) : une population à faible vitesse de croissance

Les individus appartenant à la première catégorie définie ci-dessus présentent en théorie une vitesse de croissance très faible, mais remarquablement constante.

L'observation d'une telle population pourrait apparaître dans un premier temps comme révélateur d'un milieu de vie optimal pour le développement de l'espèce *Pycnodonte biauriculata*. C'est en effet dans cet assemblage que les individus présentent la plus grande longévité et la plus longue taille théorique maximale :

- la plus vieille coquille est un spécimen de 24 ans mesurant près de 70 mm alors qu'aucune autre population ne présente de spécimen âgé de plus de 19 ans ; cela représente donc une longévité supérieure de 25% par rapport à celle de Roulet (E);
- la taille théorique maximale est estimée à plus de 159 mm ; elle est supérieure de presque 50% par rapport à la taille maximale observée dans la population de Roulet (E) (correspondant à la deuxième plus grande taille théorique).

Il paraît cependant important de regarder comment se positionnent les spécimens échantillonnés par rapport à la courbe théorique de croissance :

- pour atteindre la taille théorique maximale de près de 159 mm, les individus devraient vivre pendant plus d'un demi-siècle ; ce cas de figure semble hautement improbable si l'on considère que les individus les plus vieux dépassent rarement le quart de siècle ;
- la taille maximale observée n'est alors que de 70 mm, ce qui est un nombre fréquemment dépassé dans les autres affleurements.

Cette incohérence est vraisemblablement conditionnée par un biais taphonomique. En effet, la présence de spécimens très âgés peut être imputable à des conditions de conservation particulièrement bonnes. Leur récolte influe alors dans un second temps sur le calcul des paramètres théoriques. Cette reconstitution est donc en partie biaisée, mais permet (après un bref rétrocontrôle sur les spécimens prélevés) de conclure sur le fait que cette population de Roulet 1 ne s'est donc pas développée dans les conditions environnementales les plus optimales. La taille des individus est relativement moyenne compte tenu de la faible vitesse de croissance.

2.4.2 Le site de La Dionnière : une population à forte vitesse de croissance

Ce deuxième type de population présente des individus caractérisés par une forte vitesse de croissance initiale qui va décliner jusqu'à atteindre la taille maximale théorique.

Lorsque les spécimens sont replacés sur la courbe de croissance théorique, il est possible de s'apercevoir que les individus composant cette population sont tous très jeunes. Aucun spécimen ne dépasse l'âge de 6 ans malgré leur grande taille générale (jusqu'à plus de 65 mm). L'absence d'individu ancien ne permet donc pas de vérifier la deuxième partie de la courbe, à savoir la phase plateau correspondant à la taille maximale théorique de la population.

Les résultats concernant la taille maximale des individus sont cependant à prendre avec précaution. La régression linéaire effectuée sur la population de La Dionnière (permettant de

calculer les paramètres de croissance) est la moins bonne de toutes celles réalisées ($r^2 = 0,78$) (fig. 5-6).

Cet exemple montre les difficultés inhérentes à la modélisation de courbes de croissance, en particulier chez les huîtres, célèbres pour leur grande plasticité.

Quoiqu'il en soit, deux raisons principales pourraient permettre d'expliquer l'absence de spécimens âgés.

- (1) Il pourrait s'agir d'un problème de conservation. A l'inverse du cas précédent, seuls les individus juvéniles auraient été préservés. Ce cas de figure semble peu probable puisque ce sont généralement les individus juvéniles (victime de prédation, de vannage, de dissolution préférentielle de leur coquille plus fine...) qui disparaissent en premier.
- (2) L'absence d'individus âgés peut être plus simplement due au fait qu'ils n'ont jamais eu le temps de se développer. Cette population serait alors victime d'un événement catastrophique qui aurait ainsi tué toute la communauté. Le scénario le plus probable serait l'irruption brutale de courants turbides suivie d'une sédimentation rapide du niveau marneux sus-jacent.

L'alternance de petits lits marneux et marno-calcaires récurrents dans cette série, sans arrêt net de sédimentation, semble plaider pour cette seconde hypothèse. Si tel était le cas, ce lit d'environ 50 centimètres représenterait alors moins de dix ans de sédimentation. Ce temps très court est cependant amplement suffisant pour l'implantation d'une colonie d'huîtres actuelles et de sa faune associée. La présence de clones sur les individus les plus âgés ne constitue pas un argument valide contre ce scénario. En effet, malgré ce qui peut être dit habituellement, leur implantation ne nécessite pas obligatoirement la mort de l'hôte. L'action de ce parasite s'effectue bien souvent du vivant de l'animal, ce qui cause souvent la perte de ce dernier, du fait de la fragilisation de leur coquille (Breton, com. pers).

2.4.3 Les populations à vitesse de croissance « moyenne »

Entre les deux modèles de croissance extrêmes précédents se répartissent les trois dernières courbes de croissance correspondant aux deux populations de l'Île Madame et à celle de l'unité E de l'ancienne carrière de Roulet. Si cette dernière se distingue assez nettement des deux autres, aucune différence significative ne permet de distinguer les deux premières. Deux hypothèses peuvent expliquer cette forte ressemblance.

- (1) Les conditions environnementales de E sont très similaires, et, les mêmes causes ayant les mêmes effets, les individus se sont alors développés de la même manière. Cependant, même si ces deux bancs ont globalement un environnement sédimentaire semblable, la répartition spatiale de leurs assemblages est vraiment différente. Le banc inférieur constitue une véritable bioconstruction métrique de type 3D (cf. Chapitre 3), le banc sus-jacent n'est composé que d'un lit discontinu de coquilles éparses, type 2D.
- (2) Ces deux assemblages sont tout simplement issus de la même population, le banc supérieur 2D étant constitué d'individus remaniés du banc inférieur.

Une étude taphonomique approfondie permet de conforter cette dernière hypothèse :

- les coquilles retournées ou imbriquées semblent plus fréquentes dans l'assemblage supérieur ;
- les coquilles dotées de leurs deux valves en connexion sont plus fréquentes dans l'assemblage inférieur (42% contre 19%) ;

- plusieurs figures sédimentaires (sillons d'érosions et figures de type HCS) s'intercalent de part et d'autre de l'assemblage supérieur et témoignent d'un environnement agité à très agité ;
- la distance séparant ces deux assemblages est faible (maximum de 30 à 50 centimètres) ; cette faible épaisseur de sédiment permet d'éventuels remaniements.

Au final, l'assemblage supérieur de l'Ile Madame apparaît comme un assemblage allochtone de type 2D. Il est composé d'individus remaniés de la bioconstruction sous-jacente. La courbe de croissance correspondant à cet assemblage n'a donc aucune valeur paléobiologique.

Cet exemple montre que l'analyse de la courbe de croissance permet non seulement de comprendre comment se développe une population mais également d'obtenir une signature propre à chaque population. Dans le cas présent, leur similitude dans les courbes de croissance a pu permettre de repérer la présence d'un assemblage allochtone et d'en identifier la source.

Par ailleurs, il est possible, ici encore, de quantifier le temps que représente respectivement les deux assemblages de l'Ile Madame. Le lit supérieur de coquilles éparses peut donc être considéré comme allochtone. L'origine de ce remaniement est probablement un événement catastrophique de type tempête. Il n'a donc fallu que quelques heures pour générer un tel assemblage.

La bioconstruction sous jacente est quant à elle constituée d'individus jointifs empilés sur près de cinquante 80 cm d'épaisseur. Cela représente en moyenne un empilement de 27 individus les uns sur les autres. Puisqu'il a été possible d'estimer que l'âge de ces individus est d'environ une quinzaine d'années (fig.5-7), cette bioconstruction s'est édifiée sur environ quatre siècles.

2.5 Synthèse

Après ces premières explications sur la morphologie spécifique de chacune des courbes de croissance obtenue, il est possible de réaliser une synthèse plus globale sur les conditions nécessaires à un développement optimum de l'huître *Pycnodonte Biauriculata*. Les milieux montrant un développement optimal des individus ont été rencontrés dans les environnements marneux et calcaro-marneux de La Dionnière. Ce résultat n'est a priori pas étonnant si l'on considère l'important développement sur la plateforme ouest du bassin parisien de la formation dites des « marnes à *Ostrea* » (Juignet, 1968). D'un autre point de vue, il est possible de déplorer une mort plus précoce des individus issus de ces communautés d'huîtres la turbidité devient anormalement élevée. Ce qui pouvait être considéré jusqu'alors comme un facteur stimulant pour la croissance des huîtres devient alors un agent létal pour les communautés. Des conditions plus stables sont donc nécessaires pour la pérennité des communautés.

De telles conditions semblent réunies dans des environnements intermédiaires de l'Ile Madame (E<) ou de Roulet (E). Les *Pycnodonte biauriculata* peuvent alors y vivre environ un quart de siècle et y atteindre une taille généralement comprise entre 70 et 80 millimètres.

3 Analyses géochimiques

3.1 Introduction

Les mesures des isotopes stables du carbone et de l'oxygène sur la calcite ou l'aragonite biogénique sont devenues un outil standard pour les reconstructions paléocéanographiques et paléoclimatiques. Les rapports isotopiques $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ des coquilles d'organismes aquatiques varient en fonction des rapports $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de l'eau de mer et de la température à laquelle s'effectue la calcification. (Epstein, 1953). Les rapports isotopiques du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$) sont contrôlés par le rapport isotopique du carbone inorganique dissous dans l'eau de mer et des processus physiologiques telles la respiration et l'activité photosynthétique d'organismes symbiotiques (Spero *et al.*, 1991). Ces outils géochimiques ont été utilisés abondamment sur les foraminifères afin de reconstruire les variations des volumes de glace (Shackleton et Opdyke, 1973), les températures des eaux de surface et des eaux profondes (Broecker, 1986; Labeyrie, 1987), les changements de la circulation océanique (Duplessy *et al.* 1988) et les échanges de carbone entre les réservoirs terrestre et marin au cours des cycles glaciaire-interglaciaire (Shackleton, 1977).

Le but premier de cette étude est de **reconstituer les variations saisonnières** (essentiellement en terme d'amplitude thermique, $T^{\circ}\text{max/min}...$) des périodes du Cénomanién et du Campanien. Pour ce faire, les compositions isotopiques en carbone et en oxygène du carbonate des ostréidés seront mesurées. Cependant, une analyse classique réalisée sur coquille totale n'a, a priori, aucune signification paléoécologique. La valeur « moyenne » ainsi obtenue ne reflète pas une réelle moyenne environnementale puisque ces résultats sont pondérés par les variations de production carbonatée de la coquille. L'échantillonnage sera donc réalisé pas à pas sur les nombreuses stries de croissance visibles sur une coupe longitudinale des coquilles. Cet échantillonnage devrait alors permettre de suivre les variations climatiques supportées par l'animal durant sa vie.

Pour parvenir à ce premier objectif, il paraît préalablement important de **tester et comprendre la variabilité de l'enregistrement géochimique** au sein des *Grypheidea*. En effet, parmi les deux familles existant au sein de *Ostracea* (les *Ostreidae* et *Grypheidea*) seule la famille des *Ostreidae* a jusqu'alors fait l'objet d'études approfondies sur les modalités d'enregistrement des signaux géochimiques (Kirby, 1998 ; Langlet 2002). Il paraît cependant fondamental de devoir calibrer de nouvelles lignées issues des *Grypheidea* afin de pouvoir multiplier les analyses au Mésozoïque : si le groupe majoritairement présent du Cénozoïque à l'actuel est bien la famille des ostréidés (avec notamment les genres *Ostrea* et *Crassostrea*), il était très largement minoritaire au Mésozoïque. Il s'agit alors de calibrer l'impact de l'effet vital existant chez les *Grypheidea* au travers de l'**analyse d'un de ses représentants actuels**, à savoir l'espèce *Neopycnodonte cochlear*. Ce calibrage servira alors de référence pour l'interprétation des signaux géochimiques des coquilles du Crétacé supérieur.

Dans un second temps, le choix d'une lignée de référence au sein des *Grypheidea* sera entrepris. **Le choix d'un genre unique**, le genre *Pycnodonte*, s'est rapidement imposé dans cette étude pour des raisons qui seront évoquées plus tard. Nous pourrions analyser les variations climatiques au cours du Crétacé supérieur grâce à la comparaison des données géochimiques des coquilles du Cénomanién et du Campanien. L'aboutissement final de cette étude devra permettre de récolter des données sur les conditions paléoécologiques dans lesquelles les espèces étudiées se sont développées.

3.2 Méthodologie générale

3.2.1 Les isotopes stables

3.2.1.1 Principe

La structure nucléaire d'un élément ou nucléide « Nu » est définie par 1) un nombre invariable de protons (Z) qui définit l'élément, 2) le nombre variable de neutrons (N) qui définit l'isotope de cet élément. Pour un nucléide donné, la somme des protons et des neutrons donne le poids ou masse atomique (A) exprimé :



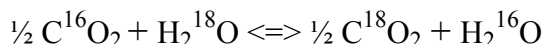
Ainsi, les isotopes d'un même élément ne diffèrent que par le nombre de neutrons de leur noyau (et par conséquent par leur masse atomique), mais conservent le même comportement au cours des réactions chimiques. Tous les isotopes stables des éléments du tableau périodique de Mendeleïev sont au nombre de 2 ou plus et l'isotope le plus léger est très largement majoritaire par rapport à l'autre ou aux autres isotopes. Le carbone présente à l'état naturel deux isotopes stables : le carbone 12 et le carbone 13 dont les proportions naturelles respectives sont 98.98% et 1.11%. L'oxygène quant à lui présente trois isotopes stables (16, 17, 18). La majorité des atomes d'oxygène ont 8 protons et 8 neutrons donnant un nucléide de masse atomique 16 tandis que seule 0.2% des atomes d'oxygène comptent 10 neutrons formant l'isotope lourd de l'oxygène (masse atomique 18). L'oxygène 17 représente seulement 0.04%. La notation conventionnelle des isotopes des éléments est composée du symbole de l'élément et de son poids atomique (e.g. ^{18}O , ^{13}C ou ^{34}S).

Sur les bases des travaux de Nier et Gulbransen (1939) montrant que chaque composé (CO_2 atmosphérique, plantes terrestres...) possède sa propre signature isotopique, cette méthode permet d'étudier les mécanismes régissant la distribution des isotopes stables. En effet, la distribution de chacun d'eux au sein d'un matériau est très variable sans pour autant être aléatoire. Il est ainsi possible d'étudier les modes de distribution de ces isotopes et d'en apprendre plus sur les conditions de genèse du matériau en question. Bien que, par définition, les isotopes d'un élément puissent entrer dans les mêmes réactions *chimiques*, ils ne se comportent pas *physiquement* de la même façon, du fait de leur différence de masse. Par conséquent, lors d'une réaction ou d'un changement de phase (condensation, évaporation, cristallisation...), les deux isotopes sont « en compétition », et leurs proportions dans le composé qui se forme seront différentes de celles du composé de départ. La transformation aura introduit un fractionnement.

Le fractionnement isotopique est induit par les propriétés thermodynamiques des molécules. Celles composées d'isotopes légers ont une énergie de dissociation plus faible et sont donc par conséquent plus réactives. L'amplitude de cette réactivité est en effet proportionnelle à la différence relative de masse entre les différents isotopes. Il y donc ségrégation entre les isotopes « lourds » et « légers ». La différence de composition isotopique est donc beaucoup plus importante et donc plus facilement mesurable avec des éléments « légers » (O, N, S, C...) qu'avec des isotopes lourds ($m > 40$). Ce fractionnement isotopique peut donc être engendré à la suite de plusieurs types de processus physiques ou réactions chimiques. On distingue :

- (1) les fractionnements issus de réactions d'échanges isotopiques à l'équilibre (équilibre thermodynamique entre les différents isotopes et molécules en présence). Dans ce cas le fractionnement isotopique d'un élément a lieu entre deux composés chimiques sans que l'un soit progressivement ôté, autrement dit

dans une réaction à l'équilibre. Par exemple, les échanges existants entre l'oxygène du dioxyde de carbone (CO_2) et de l'eau (H_2O) se traduisent comme suit:



Une fois cette réaction arrivée à l'équilibre, les rapports respectifs $[\text{C}^{18}\text{O}_2]/[\text{C}^{16}\text{O}_2]$ et $[\text{H}_2^{18}\text{O}]/[\text{H}_2^{16}\text{O}]$ ne seront pas, ou plus, les mêmes. L'isotope le plus lourd (^{18}O) ira préférentiellement dans le composé dans lequel l'élément (ici O) est le plus solidement lié.

- (2) les fractionnements issus d'effet cinétique (les molécules légères réagissent plus vite que les molécules lourdes) comme lors de changements d'états (ex : évaporation/précipitation).

Les résultats isotopiques obtenus sont exprimés par convention en pour mille de déviation par rapport à un standard international, le V-PDB (Standard Pee Dee Belemnite) distribué par l'agence de Vienne (Hillaire-Marcel, 1992). La notation delta, $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$, est utilisée pour reporter les toutes petites variations des mesures isotopiques et est définie par l'équation suivante :

$$\delta = ((R \text{ échantillon} / R \text{ standard}) - 1) * 1000, \quad (3)$$

avec R le rapport isotopique suivant : isotope lourd par rapport à l'isotope léger ($R = ^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ pour l'oxygène et $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ pour le carbone) (Friedman et O'Neil, 1977).

3.2.1.2 Méthodes de prélèvements et d'analyse

Afin d'obtenir une courbe isotopique haute résolution des incréments successifs de la coquille, deux types de méthodes de prélèvement ont été employés.

Pour les coquilles les plus petites, tels que les *Neopycnodonte* actuels, leur finesse impose d'effectuer les prélèvements sur la surface externe de la valve gauche. Il convient alors dans un premier temps d'éliminer au maximum tout carbonate ou particule exogène afin de prévenir toute pollution. Les coquilles sont donc brossées, passées aux ultra-sons, baignées dans de l'eau oxygénée (30%) permettant d'écarter toute présence de matière organique, puis rincées à l'eau distillée et séchées à l'étuve. Les prélèvements s'effectuent à l'aide d'un foret de 0,5 millimètres de diamètre. Cette opération délicate nécessite de travailler sous binoculaire pour ne pas forer trop profondément, sous peine de traverser et d'amalgamer plusieurs couches correspondant à des tranches de temps différentes. La poudre de carbonate obtenue est récupérée dans une pipette coudée grâce à une pompe à vide.

Pour les coquilles les plus épaisses, il a été possible de couper les coquilles fossiles dans un plan perpendiculaire aux stries de croissance, suivant l'axe de la hauteur où l'accumulation des carbonates est maximale. Puisque ces coquilles sont grandes, il a été possible de procéder directement à un micro-échantillonnage manuel sous binoculaire à l'aide d'un foret de 0,5 millimètres de diamètre. La poudre de carbonate est récupérée comme dans la méthode précédente. Par ce procédé, ces échantillons de poudre de carbonate n'ont reçu aucun traitement préparatoire thermique ou chimique additionnel. En forant perpendiculairement à cette surface, les problèmes de contamination sont extrêmement réduits.

La suite du protocole est la même pour les deux méthodes de prélèvements. Les échantillons sont ensuite dissous avec de l'acide ortho-phosphorique (H_3PO_4) à 103% à 80°C dans un dispositif Multiprep (Gilson). Les ratios isotopiques $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ et $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ du gaz de CO_2 résultant ont été analysés à l'aide d'un spectromètre de masse « Micromass Optima » à l'université de Montpellier II (ISEM, UMR 5554). Le calibrage des résultats isotopiques par

rapport au VPDB a été réalisé par l'intermédiaire d'une norme de laboratoire (Merck, marbre de Carrare) calibrée contre le NBS 19. La reproductibilité du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ et du $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ est généralement supérieure à 0,1‰.

Pour la reconstruction des températures, plusieurs équations empiriques ont pu être proposées dans la littérature dont celle d'Epstein et al 1953, modifiée plus tard par Craig, 1965. Cette dernière, recommandée par Anderson et Arthur (1983) est utilisée dans cette étude :

$$T(^{\circ}\text{C}) = 16,0 - 4,14 (\delta_{\text{C-PDB}} - \delta_{\text{W-SMOW}}) + 0,13 (\delta_{\text{C-PDB}} - \delta_{\text{W-SMOW}})^2$$

où $\delta_{\text{C-PDB}}$ est la valeur isotopique mesurée de la coquille (exprimé par rapport au PDB) et $\delta_{\text{W-SMOW}}$ est la valeur isotopique (théorique) calculée de l'eau de mer.

Pour obtenir la valeur du $\delta_{\text{W-SMOW}}$, il a fallu poser l'hypothèse d'un monde dépourvu de calotte glaciaire majeure. L'eau de mer ainsi enrichie d'une telle quantité d'eau douce venant des pôles théoriquement beaucoup plus légère qu'actuellement ($\delta_{\text{W-SMOW}} \sim -1\text{‰}$), tel que Shackleton et Kennett (1975) ont pu le suggérer.

3.2.2 Vérification de la diagenèse

Malgré l'abondance d'huîtres fossiles dans les différents affleurements étudiés, seulement quelques spécimens peuvent être analysés par des études isotopiques. En effet, une attention particulière doit être apportée à l'étude de la diagenèse. Trois niveaux de tests différents ont été employés pour vérifier chacune des coquilles fossiles prélevées :

- les observations macroscopiques ;
- l'analyse par microscopie sous lumière transmise (TL) et sous cathodoluminescence (CL) ;
- l'analyse isotopique du sédiment encaissant.

3.2.2.1 Observation macroscopique

Ce premier niveau d'observation permet de mettre en évidence quelques processus de recristallisation, tel que des silicifications sous forme d'orbicules (planche 5 ; fig. 5-8a, b). Il est ainsi possible d'éliminer facilement une première série de coquilles diagénétiquement modifiées. Par ailleurs, une courte immersion des coquilles dans une solution d'acide faiblement concentré peut également révéler, par attaque acide différentielle, des zones de recristallisations secondaires dans les coquilles.

3.2.2.2 Cathodoluminescence

La cathodoluminescence est une émission de photons induite par un bombardement électronique. Les sites à l'origine de ces émissions (appelés centres luminogènes) peuvent être de nature très variable. Il peut s'agir de l'excitation de certains éléments traces présents dans le cristal de calcite tels que les éléments de transition dont la couche 3d est partiellement remplie (Mn^{2+} , Fe^{3+} , Cr^{3+} ...) ou les terres rares aux propriétés électroniques si particulières. Certains d'entre eux sont considérés comme des activateurs de cathodoluminescence (le manganèse, le cuivre,

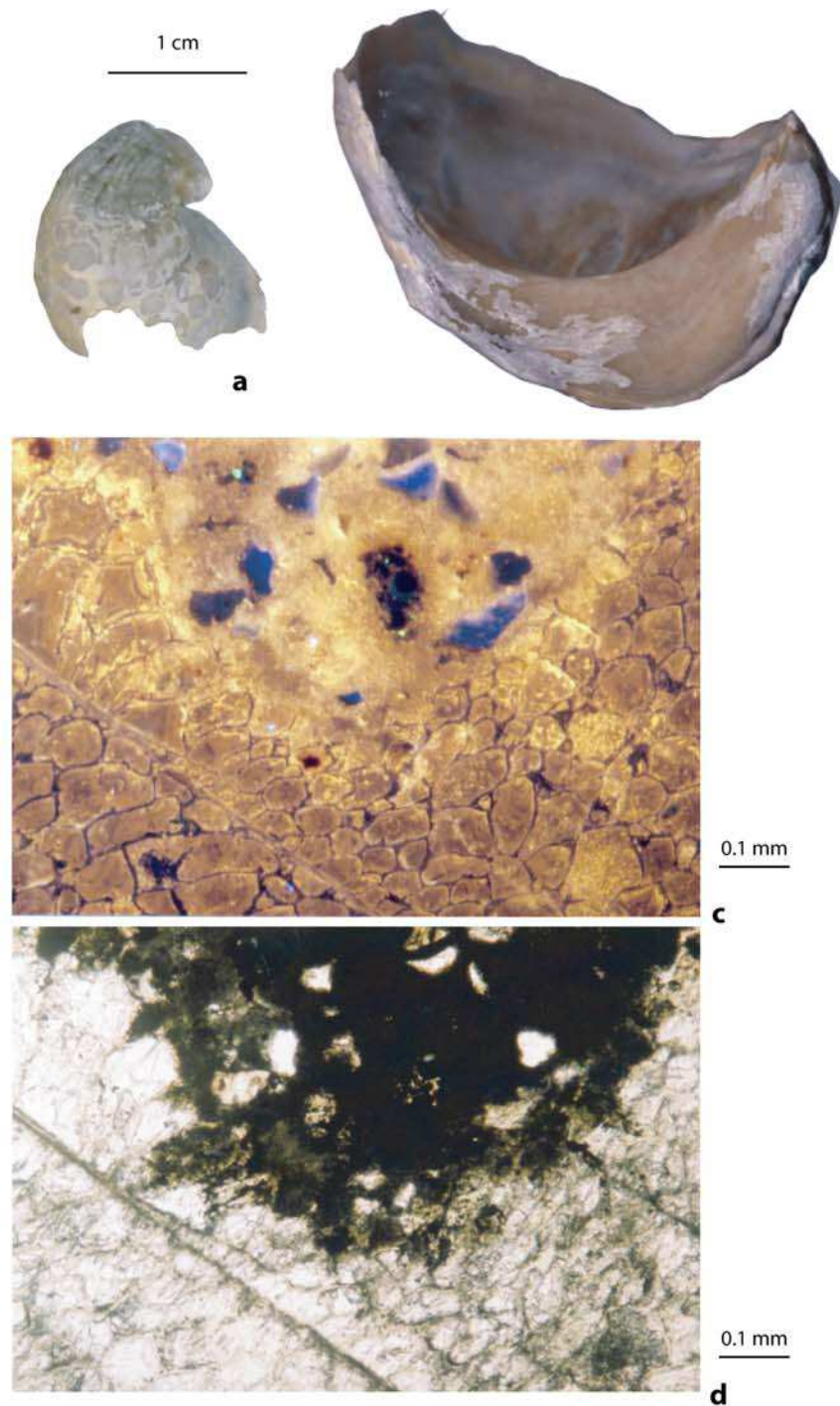


Figure 5-8 : Différentes méthodes de détection de la diagenèse :
 a) orbicules de silice sur *Rhynchostreon suborbiculatum*. IGR 25558;
 b) traces de recristallisations mises en évidence par une attaque acide chez *Pycnodonte vesicularis*. IGR 25559;
 c) observation par cathodoluminescence de la diffusion; des ions Mn^{2+} (en jaune) au pourtour d'une perforation de clône;
 d) même image que (c) mais sous observation en lumière transmise ; aucune diffusion ne semble visible.

les terres rares...), et d'autres comme des inhibiteurs (l'ion Fe^{2+} dans des concentrations supérieures à 1000 ppm par exemple). Dans le cas particulier des carbonates (CaCO_3), c'est le Mn^{2+} qui est le principal centre luminogène. Il est alors en substitution des ions Ca^{2+} ou Mg^{2+} dans le cas des calcites magnésiennes. La couleur observée en cathodoluminescence est fonction de la configuration adoptée par le carbonate : l'émission sera orange pour la calcite rhomboédrique et bleu/verte pour l'aragonite orthorhombique. L'intensité lumineuse produite est fonction de nombreux paramètres qui ne sont d'ailleurs pas encore complètement cernés. Elle dépend notamment des concentrations de chacun des éléments traces, de leur proportion (notamment du rapport $\text{Fe}^{2+}/\text{Mn}^{2+}$) et de leur environnement électronique dans le cristal. Cependant, en pratique, il est fréquent d'observer une diminution progressive et irréversible de l'émission lumineuse.

L'utilisation de cette méthode dans les géosciences est largement répandue. Elle permet de mettre en évidence les hétérogénéités du réseau cristallin dans de nombreux géomatériaux (carbonates, silicates,...). On peut énumérer parmi ses principales applications la possibilité de différencier certaines espèces minérales au sein d'une roche, d'observer les générations successives de la croissance d'un minéral, ses zonations, ses sites de fracturation, la localisation des éléments traces etc... L'observation en cathodoluminescence est à considérer comme un complément de l'observation en microscopie optique puisque l'image en cathodoluminescence est souvent très différente de celle obtenue en lumière naturelle ou en lumière polarisée analysée (fig. 5-8c, d). Toutes ces propriétés permettent alors d'appréhender les aléas diagénétiques endurés par les coquilles carbonatées. Ce rétrocontrôle semble fondamental pour une interprétation correcte des résultats géochimiques en isotopes stables. Cela permet par exemple de vérifier une éventuelle contamination de la part de l'encaissant ou de mettre en évidence une recristallisation partielle ou totale de la coquille.

Les analyses ont été effectuées à l'Université de Dijon en collaboration avec Philippe Landrein. L'appareillage utilisé est une cathode froide qui est couplée à un microscope optique « classique ». Les échantillons à observer sont inclus dans une résine et montés en lames minces polies et non-couvertes. Elles sont introduites dans une chambre soumise à un vide de 0,1 à 0,07 TORR et bombardées par un faisceau électronique d'une tension de 15-20 kV. La faible émission lumineuse impose un temps de pose variant de 5 à 10 minutes pour un film Ektachrome à 1600 Asa.

3.2.2.3 *Analyse du sédiment encaissant*

Une deuxième manière de vérifier la diagénèse est de réaliser une analyse isotopique du sédiment encaissant. Ce dernier est habituellement le siège de nombreuses circulations de fluides et est ainsi le premier affecté par la diagénèse. Les valeurs de leur signal isotopique y sont souvent extrêmes voire anormales. Il est ainsi possible d'anticiper vers quels pôles de valeur la diagénèse a pu modifier la coquille et être plus critique sur les résultats extrêmes trouvés sur la coquille.

3.3 *Calibrage actuel*

Cette deuxième partie de l'étude se propose dans un premier temps d'étudier l'enregistrement des conditions environnementales par une espèce de Gryphaeidae actuelle. Ces résultats seront ensuite transposés dans le fossile afin de pouvoir conclure plus précisément sur les conditions paléoenvironnementales régnant au Cénomanién supérieur et au Campanien supérieur.

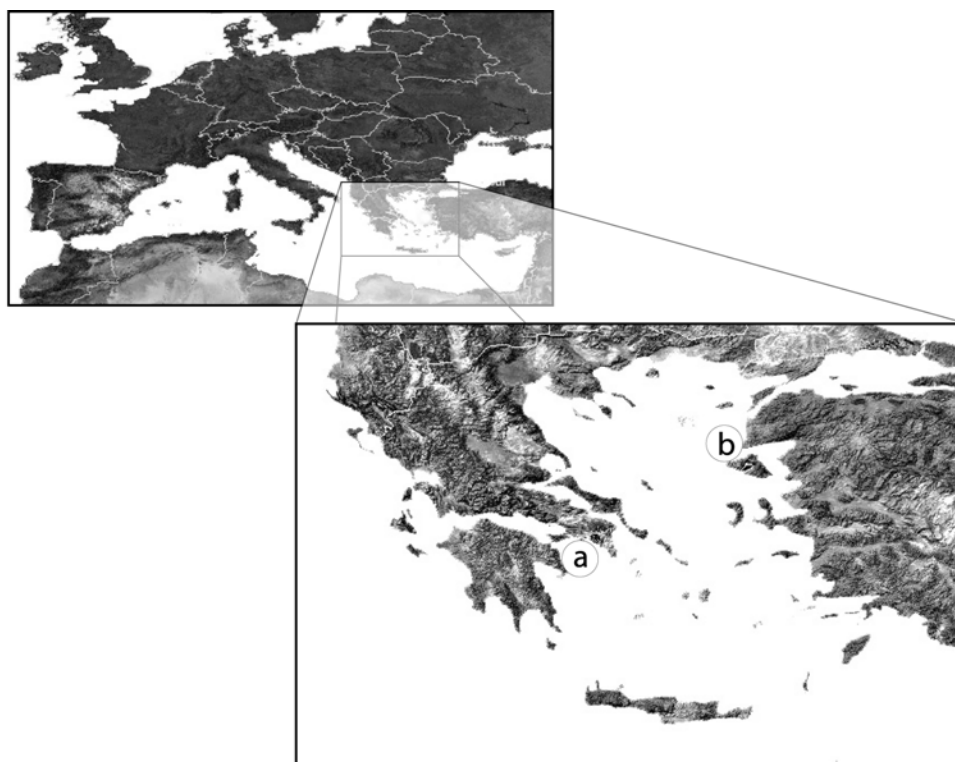


Figure 5-09 : Localisation géographique des coquilles actuelles de *Neopycnodontes Cochlear* analysées.
a) Site de prélèvement UNEP7
b) Site de prélèvement KC32

3.3.1 Choix d'un analogue actuel

Comme déjà évoqué, le groupe des *Pycnodonte* est abondamment distribué dans le monde: Mer méditerranéenne, Atlantique-Nord tempéré et Indo-Pacifique Ouest (Harry 1985). L'espèce méditerranée *Neopycnodonte cochlear* a été choisie comme analogue actuel pour calibrer l'enregistrement isotopique des coquilles de pycnodontes fossiles. Cette espèce peut être considérée comme l'espèce actuelle la plus proche des *Pycnodonte* fossiles (*P. biauriculata* et *P. vesicularis*) pour des raisons écologiques et phylogénétiques.

- (1) D'après les études phylogénétiques réalisées par Stenzel (1971), le genre *Neopycnodonte* ne dérive du genre *Pycnodonte* que depuis la fin Miocène. De plus, depuis leur différenciation, seulement deux chrono-espèces se sont succédées dans le temps, à savoir *Neopycnodonte navicularis* puis *Neopycnodonte cochlear*. Actuellement, cette dernière est donc la seule et unique espèce représentative directe du groupe des *Pycnodonte*. Cet exemple illustre une fois de plus la faible vitesse d'évolution de cette lignée comme il l'est généralement décrit chez les Ostreacea (Stenzel, 1971 ; Dumanois, 1982).
- (2) Les études écologiques antérieures ont également montré que leur niche écologique ne semble pas avoir différé significativement au cours des temps géologiques. Comme toutes les huîtres, elles peuvent vivre cimentées sur un substrat dur (roches, clasts...) mais tout comme leur ancêtre, leur morphologie en « cuillère » est généralement interprétée comme une adaptation aux fonds vaseux marins (Stenzel, 1971; Dhont, 1984 ; Freinex *et al.*, 1988). Les *Neopycnodonte* sont aujourd'hui parmi les huîtres pouvant se développer dans les milieux les plus profonds, exactement comme le faisaient les *Pycnodonte* durant le Crétacé. Bien que *Neopycnodonte cochlear* puisse généralement être rencontrée à une profondeur comprise entre 25 et 2500 mètres, son

acmé se situe sur l'horizon inférieur du circalittoral (Péres et Picard 1964, Néraudeau *et al.*, 2001).

Les coquilles actuelles étudiées ont été draguées par chalut à deux endroits différents de la Mer Égée (Méditerranée) (figs 5-9 et 5-10). La première (UNEP7) a été pêchée en 1998 à 72 mètres de profondeur dans le Golfe de Saronikos près d'Athènes (station Unep 7 : 37° 55' 02 N, 23° 04' 30 E). Trois autres (NP1, NP2, NP3) ont été pêchées en 1999 à 125 mètres de profondeur dans le nord de la Mer Égée (station KC32 : 39° 40' 42 N, 25° 45' 07 E). Tous les spécimens semblaient vivre non fixés et furent prélevés morts. Cependant, la présence de restes de chair dans les coquilles indique qu'elles n'ont pas été roulées pendant très longtemps avant d'être pêchées.

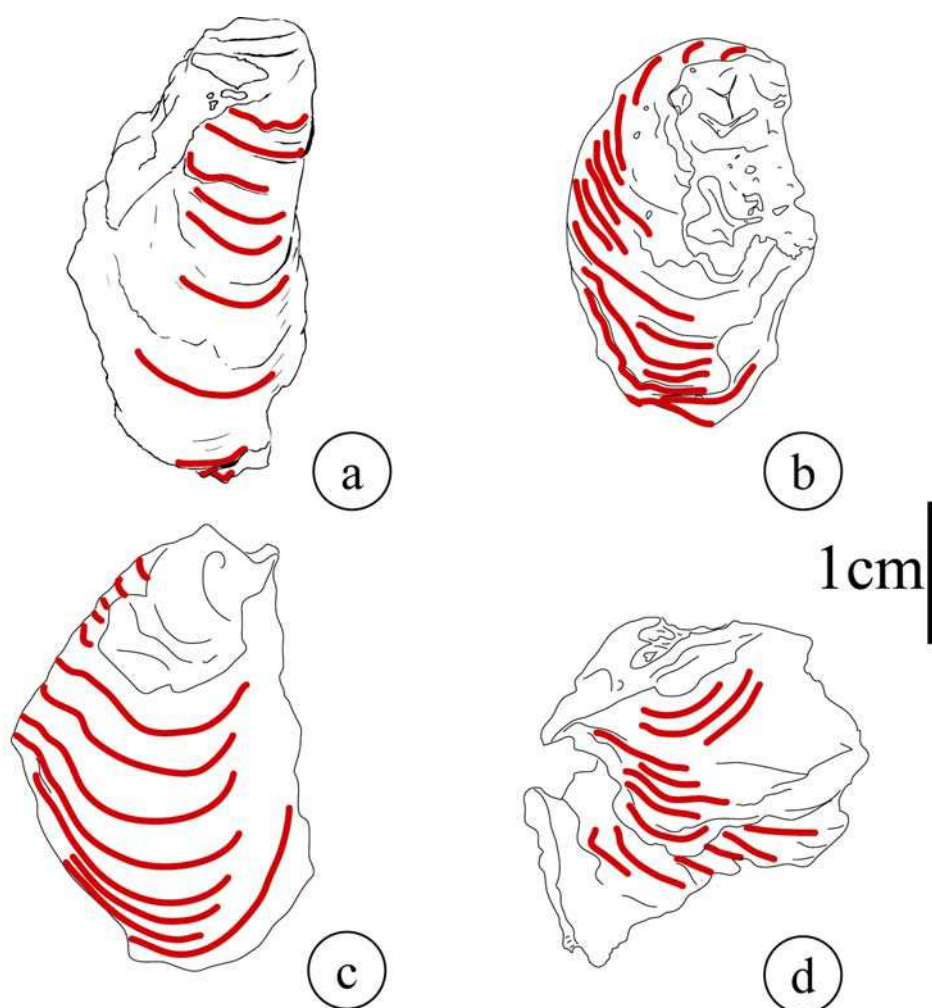


Figure 5-10 : Localisation des prélèvements effectués sur les *Neopycnodonte cochlear* actuels pour l'analyse des isotopes stables du Carbone et de l'Oxygène (en rouge):
a) coquille prélevées sur la station UNEP7; IGR 25560 ;
b, c et d) coquilles np1, np2 et np3 prélevées sur la station KC32;
IGR 25561, IGR 25512 et IGR 25510.

3.3.2 Données environnementales actuelles et prédiction du $\delta^{18}\text{O}_{\text{CaCO}_3}$ attendu

Afin de calculer le $\delta^{18}\text{O}_{\text{CaCO}_3}$ attendu, il est nécessaire de connaître la température et la valeur du $\delta^{18}\text{O}_{\text{Eau de Mer}}$ pour les différentes zones étudiées. Pour ce faire, nous avons utilisé la base de données climatologique LEVITUS (1998) fournissant les valeurs mensuelles moyennes par kilomètre carré de température et de salinité. Ces données sont issues de champs statistiques obtenus par un protocole complexe décrit en détail sur le site web de MEDATLAS. Elles sont obtenues par une analyse objective standard selon la méthode de « krigeage ». En effet, aucune mesure directe n'a pu être obtenue dans le secteur de UNEP 7 et seulement 17 mesures ont été effectuées dans le secteur KC32 pour la profondeur souhaitée. Cependant le site web de MEDATLAS fournit les valeurs théoriques extrapolées avec leur écart type (http://www.ifremer.fr/sismer/program/medatlas/fr/fr_medat.htm):

- à 75 mètres de profondeur sur le site UNEP 7, les valeurs de température et de salinité varient respectivement annuellement entre 14,7°C (printemps-été) et 16,7°C (automne-hiver) et entre 38,79 ‰ (printemps -été) et 38,96 ‰ (automne-hiver).
- à la profondeur de 125 mètres sur le site KC32, les températures et les salinités varient respectivement annuellement entre 14,9°C (printemps) et 15,8°C (hiver) et entre 38,83 ‰ (été) et 38,89 ‰ (hiver).

Ces valeurs ont été comparées à celles reconstruites par une autre méthode obtenue à partir du quadrillage Med-4 en utilisant un modèle inverse variationnel (Brasseur *et al.*, 1996), mais aucune différence significative n'a pu être observée. Toutefois, en les comparant avec les températures et salinités de surface mesurées à 10 mètres de profondeur dans le Golfe de Saronikos par Christou (1998), il est possible de noter des différences d'amplitude saisonnière entre les données obtenues par Brasseur *et al.* (1996), LEVITUS (versions 1998) et Christou (1998). Ce dernier a rapporté des amplitudes de salinité de 1 ‰ (38,1 < S < 39,1) et de température de 14°C (12 < t < 26°C), alors que Brasseur *et al.*, (1996) et LEVITUS présentent des amplitudes de salinité et de température respectivement de 0,4 ‰ (38,4 < S < 38,8) et de 8,9°C (14,8°C < T < 23,7°C).

Poulos *et al.* (1997) rapportent un gradient de salinité nord/sud pour les eaux de surface de la Mer Égée avec de l'eau moins salée au nord (fig. 5-11). Durant l'hiver, l'image globale de la Mer Égée montre une distribution spatiale de la salinité relativement uniforme en termes de valeurs absolues (36-39‰). Les différences de salinité les plus élevées se produisent en été (Poulos *et al.* 1997). Nous pouvons attendre que la même anomalie se produise pour des sites plus profonds (75 et de 125 mètres).

Quoi qu'il en soit, à partir de ces premières données (LEVITUS), il est possible de calculer des valeurs théoriques de $\delta^{18}\text{O}$ qui pourrait être attendues lors de l'analyse des coquilles. Dans un premier temps, il est nécessaire de déterminer $\delta^{18}\text{O}_{\text{Eau de Mer}}$. Du fait des conditions climatiques particulières de la région méditerranéenne, la relation entre le $\delta^{18}\text{O}_{\text{Eau de Mer}}$ de la Méditerranée et la salinité est différente du reste du monde (Craig et Gordon, 1965; McConnaughey, 1988; Pierre *et al.* 1994; Hong *et al.*, 1995; Pierre, 1999). Par conséquent cette étude utilise l'équation établie par Pierre (1999) d'après de nombreuses campagnes en mer:

$$\delta^{18}\text{O}_w = 0,25 \times S - 8,23$$

où S représente la salinité.

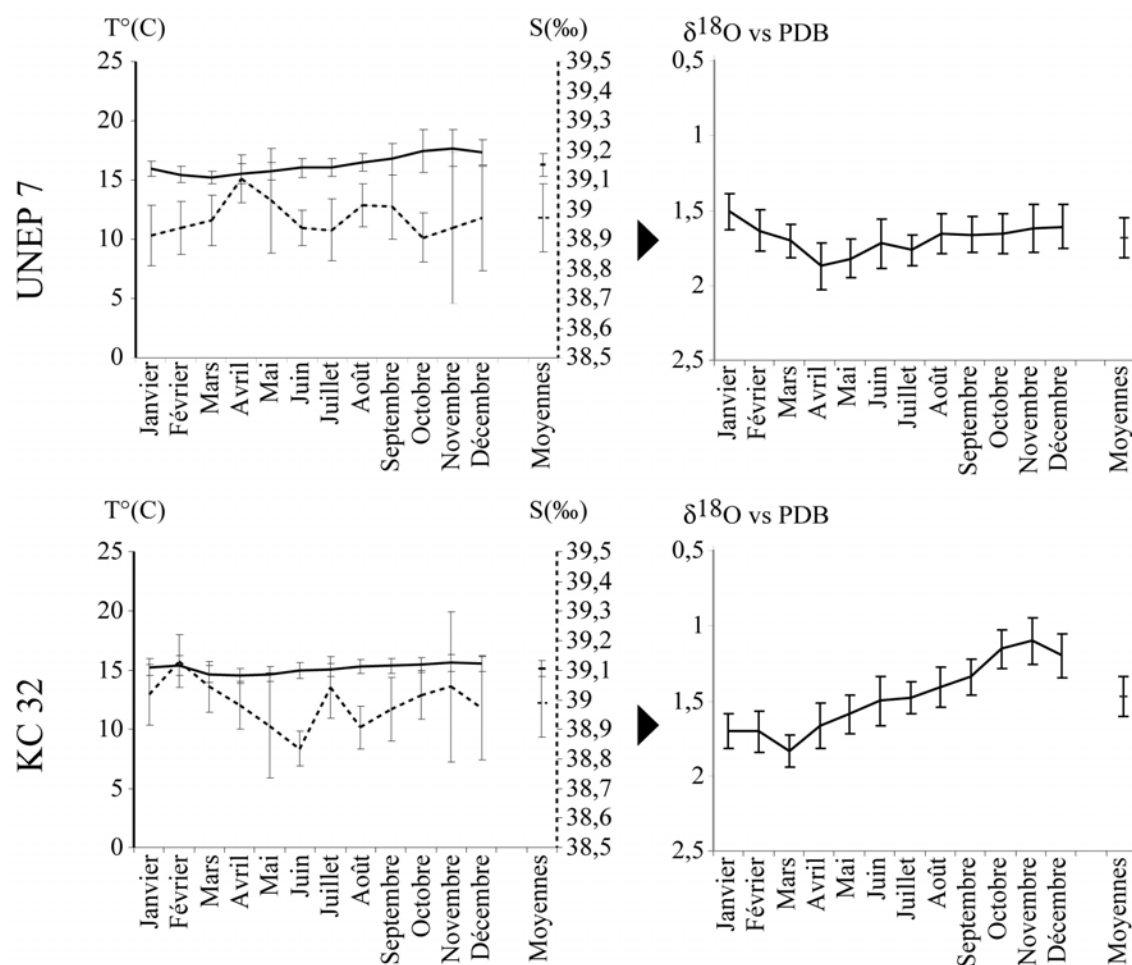


Figure 5-11 : Données "température" et "salinité" mensuelles pour les deux sites de prélèvements des coquilles actuelles et résultats isotopiques attendus de l'oxygène. (Données MEDATLAS , Levitus 98)

Dans un second temps, l'équation proposée par Anderson et Arthur (1983) pour la reconstruction des paléotempératures a pu être utilisée pour reconstruire le $\delta^{18}\text{O}_{\text{CaCO}_3}$ théorique.

3.3.3 Résultat

3.3.3.1 Coquilles NP1, NP2 et NP3

Les coquilles NP1, NP2 et NP3 sont issues du Nord de la Mer Égée (fig. 5-9). Elles montrent des rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone respectivement compris entre -1,4‰ et 2,7‰ et entre 0,4‰ et 3,3‰ (fig. 5-12). Ces trois coquilles présentent toutes un signal particulier au début de leur croissance. En effet, il est possible d'observer un pic négatif important pour les deux isotopes de l'oxygène (de -1,4‰ à -1‰) et du carbone (de 0,4‰ à 1,7‰). Ces pics importants ne peuvent être le signe que d'un événement environnemental particulier commun aux trois coquilles. Cet épisode est probablement lié à d'importants apports d'eaux douces appauvries en carbone inorganique dissous pendant l'automne ou à la fin d'été lorsque de fortes précipitations se produisent dans ce secteur méditerranéen. Toutes autres raisons d'ordre physiologique peuvent être écartées (métabolisme particulier lié à l'âge, à une période de reproduction...), faute de n'avoir reconnu ce type de signal si particulier sur la coquille UNEP 7 du Golfe de Saronikos.

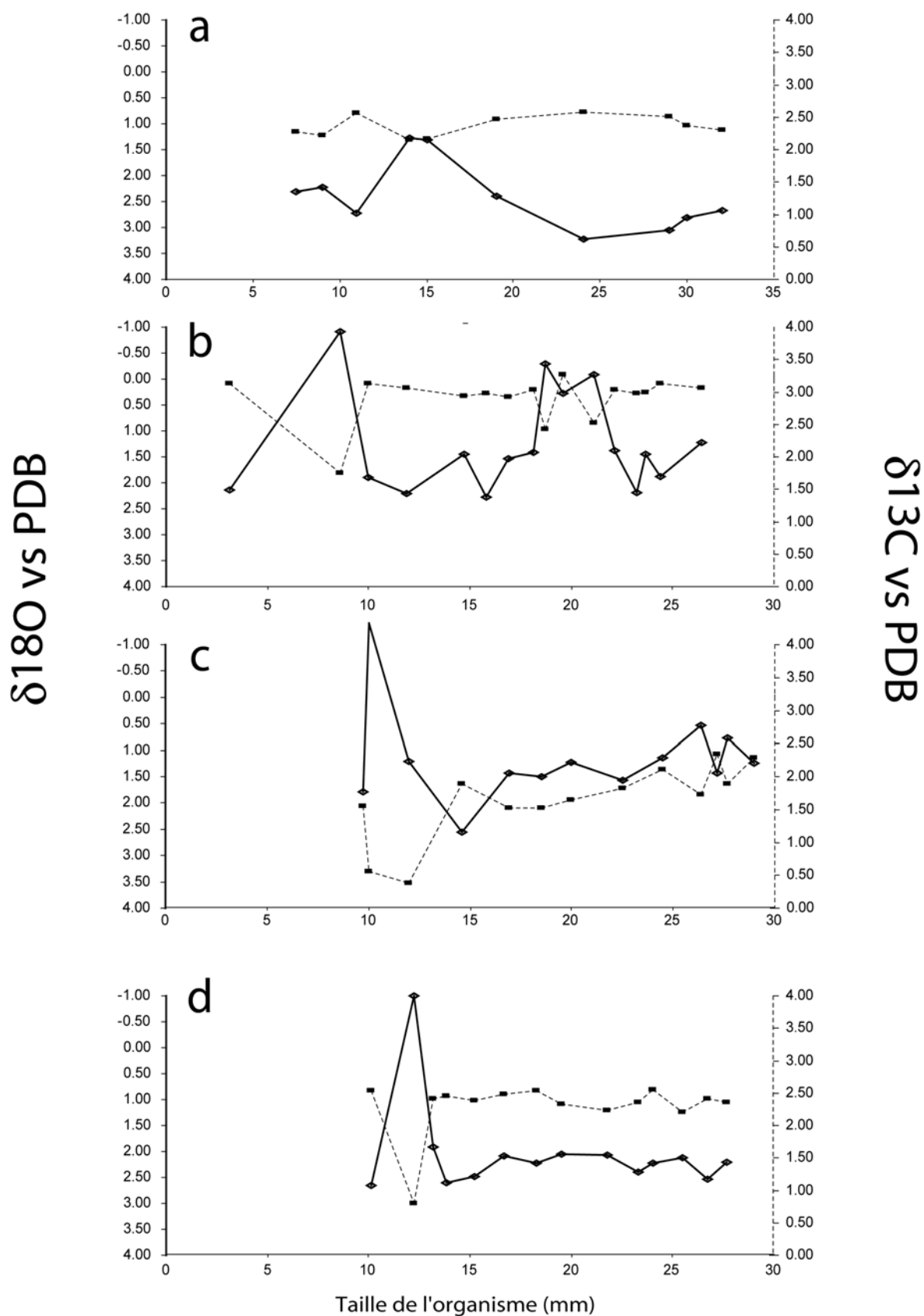


Figure 5-12 : Variation des signaux isotopiques au cours de la croissance :
 a) coquilles prélevées sur la station UNEP7 ;
 b, c et d) coquilles np1, np2 et np3 prélevées sur la station KC32.

Concernant l'enregistrement des isotopes du carbone, on observe une forte disparité intra-spécifique. Les valeurs de la coquille NP1 sont plus élevées de plus de 1‰ par rapport à celles de la coquille NP2. Une meilleure connaissance de la physiologie de l'espèce serait utile pour une meilleure compréhension des effets biologiques induisant ces différences de fractionnement isotopique. Cette gamme de valeurs (de + 0,4‰ à + 3,3‰) est cependant très semblable (voire légèrement enrichie) à ce qui peut être rencontré chez d'autres bivalves marins (variant généralement entre -1 et + 2 ‰) (Marshall *et al.* 1996, Kirby *et al.* 1998, Andreasson *et al.* 1999, Hickson *et al.* 1999, Kirby 2000, Surge *et al.* 2001,...) et est relativement proche des valeurs moyennes des eaux de surface méditerranéenne (variant entre +0,7‰ et +1,7‰) (Pierre 1999).

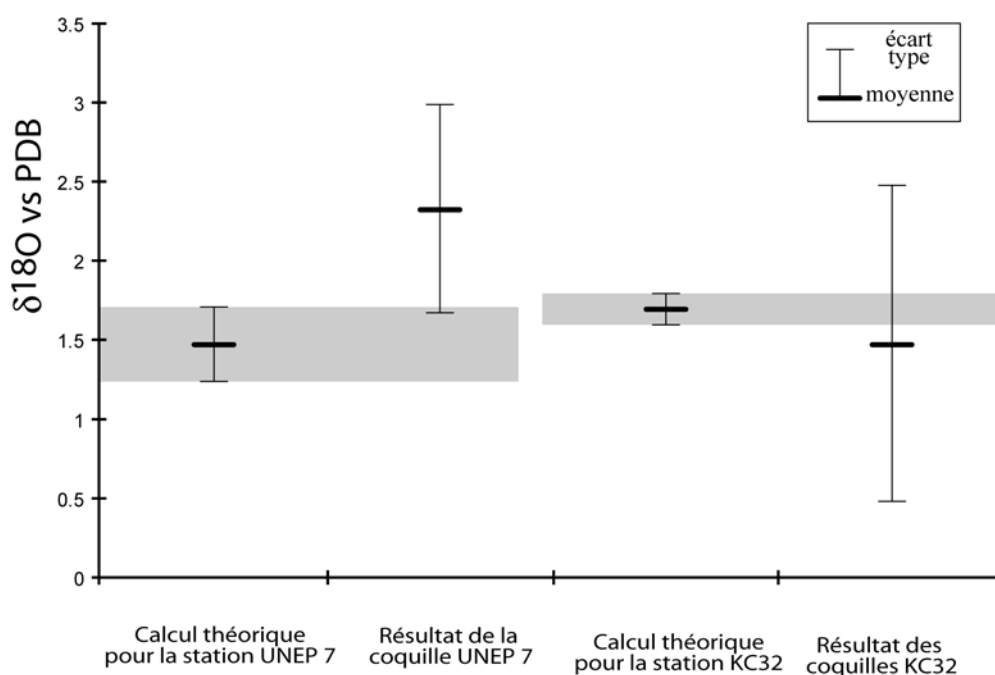


Figure 5-13 : Comparaison entre les $\delta^{18}\text{O}$ attendus et les $\delta^{18}\text{O}$ observés.

Les rapports de l'oxygène sont quant à eux beaucoup plus homogènes que ceux du carbone bien qu'une amplitude et une variabilité légèrement plus élevées soient observables sur la coquille NP1. La valeur moyenne de l'oxygène mesuré sur les trois coquilles est de $1,5 \pm 1\text{‰}$ alors que le signal isotopique calculé d'après les données LEVITUS 98 à 125m est de $1,7 \pm 0,1\text{‰}$ (fig. 5-13). Si cette différence peut être attribuée à un effet vital « spécifique », alors le fractionnement biologique calculé peut dans un premier temps sembler réduit ; il faut cependant remarquer deux choses :

- si les pics négatifs en oxygène et carbone obtenus pendant la première phase de croissance des coquilles reflètent des conditions environnementales particulières, ils doivent donc être écartés des comparaisons avec les valeurs statistiques des données LEVITUS 98 ; les valeurs ainsi obtenues sont donc en moyenne de $1,7 \pm 0,7\text{‰}$;
- l'amplitude des signaux isotopiques de l'oxygène reste alors toujours très largement supérieure à celle attendue par le calcul d'après les données LEVITUS (1998).

3.3.3.2 Coquille Unep7

Les compositions isotopiques moyennes de l'oxygène et du carbone mesurées sur la coquille UNEP7 du Golfe de Saronikos (72 m) sont respectivement de $1,5 \pm 0,7\text{‰}$ et $2,4 \pm 0,2\text{‰}$ (fig. 5-13). Ces rapports oscillent respectivement entre 1,3 et 3,2‰ et entre 2,2 et 2,6‰. Les valeurs du carbone et de l'oxygène présentent deux cycles majeurs qui s'interprètent comme des variations annuelles des conditions environnementales externes. Les amplitudes de ces variations diffèrent quelque peu, mais elles peuvent être imputables à des variations saisonnières inter-annuelles.

Cependant, les fluctuations importantes de $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ ne correspondent que grossièrement aux enregistrements saisonniers attendus de la température et de la salinité fournis par LEVITUS (1998) (fig. 5-11). De telles données semblaient indiquer d'après les calculs, en Mer Égée et à la profondeur de 75 m, de très petites variations du $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ comprises entre 1,1 et 1,8‰. Ces valeurs d'équilibre calculées d'après les équations de Anderson et Arthur (1983) et Pierre *et al.* (1999) montrent un signal très plat tout au long de l'année comparé au signal mesuré sur la coquille.

3.3.4 Discussion

La source de carbonate pour la coquille est principalement dérivée du Carbone Inorganique Dissous (DIC) qui est dominé à près de 90% par les ions bicarbonate dissous dans le milieu marin. Si la coquille de nombreux bivalves est en équilibre isotopique avec le DIC environnant, quelques coquilles peuvent montrer un $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ plus négatif que le $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ dû à l'assimilation de CO_2 métabolique dérivé du carbone des nutriments (Michener et Shell, 1994). Les profils de $\delta^{13}\text{C}$ des coquilles peuvent refléter les changements du $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ variant saisonnièrement avec la productivité phytoplanctonique et les apports d'eaux douces.

Dans le Golfe de Saronikos les variations saisonnières en $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ sont plutôt faibles ($\sim 0,5\text{‰}$) (fig. 5-12), suggérant alors que les variations du $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ dans ce golfe (à 72 mètres de profondeur) le soient aussi. La comparaison entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ (comprises entre 2 et 2,5‰) et les valeurs du $\delta^{13}\text{C}_{\text{dic}}$ de la Mer Méditerranée en milieu ouvert (comprises entre 0,7‰ et 1,7‰; Pierre, 1999) montre une différence de près de 1‰. Cependant, aucune donnée de $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ n'est disponible pour le Golfe de Saronikos. Les fortes valeurs isotopiques des coquilles peuvent être interprétées comme une importante productivité marine. En effet, puisque le phytoplancton incorpore préférentiellement l'isotope ^{12}C , il en résulte une augmentation globale $\delta^{13}\text{C}_{\text{DIC}}$ de l'eau de mer et donc au final du $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ puisque les coquilles de mollusques sont théoriquement en équilibre avec le milieu environnant (Wangs *et al.*, 1995; Kirby *et al.*, 1998; Andreasson *et al.*, 1999; Pierre 1999).

Cependant, comme l'explique Friligos (1985), le Golfe de Saronikos est connu pour ses conditions environnementales spécifiques. Jusqu'en 1994, ce golfe recevait un apport d'eau douce substantielle par la ville d'Athènes ($219,106 \text{ m}^3/\text{an}$, Theodorou, 1992; Poulos *et al.*, 1997). Si cette eau douce est généralement appauvrie en ^{13}C et ^{18}O , le rejet de ces eaux usagées induit une importante eutrophisation marine et multiplie significativement la production phytoplanctonique (40 à 400 fois supérieure au niveau de référence, Friligos, 1985). La composition isotopique en carbone d'eau de mer s'en retrouve alors appauvrie. Selon Andreasson *et al.*, (1999) ce bloom phytoplanctonique se produit généralement au printemps (période de fortes valeurs en $\delta^{13}\text{C}$) alors que le $\delta^{18}\text{O}$ est encore faible. Inversement, la période de faible productivité planctonique a lieu en automne, (période de faibles valeurs en $\delta^{13}\text{C}$) quand le $\delta^{18}\text{O}$ est encore élevé.

Les données relevées sur les coquilles ne correspondent pas à un tel scénario. Il existe une corrélation positive entre le $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ et le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ ($y=3,42x-6,13$; $r^2=0.72$) suggérant

que l'incorporation du carbone dans la coquille est dominée par un effet cinétique (McConnaughey, 1988; Spero *et al.*, 1997).

En effet, comme expliqué dans la section méthodologique précédente, les valeurs stables calculées sont critiquables, en particulier si l'on tient compte des enregistrements des eaux de surfaces en température et en salinité pour la Mer Égée réalisés par Christou (1998) et ceux de LEVITUS (1998). Trois hypothèses majeures peuvent expliquer ce décalage.

- (1) Selon Christou (1998), il ressort que la configuration géographique du Golfe de Saronikos est bien plus complexe que celle décrite dans le modèle mathématique utilisé à l'échelle de la Mer Méditerranée. Les escarpements et les hauts fonds marins peuvent induire des courants locaux particuliers qui ne sauraient être modélisés à l'échelle des reconstitutions effectuées par MEDATLAS.
- (2) Les valeurs statistiques utilisées sont (en plus d'être extrapolées) obtenues à partir du recueil de données sur dix ans. Ces « moyennes » tendent donc à diminuer la variabilité du signal réel.
- (3) L'équation établie par Pierre *et al.* (1999) reflète une relation entre le $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ et la salinité locale. A l'échelle de la Méditerranée, plusieurs équations ont déjà pu être établies en fonction de la zone géographique analysée (Pierre *et al.*, 1999). Même si l'équation utilisée fut établie au plus près de la zone étudiée, rien n'indique que le secteur d'étude n'est pas soumis à des conditions environnementales particulières.

Pour confirmer ou infirmer ces hypothèses ou même plus simplement réaliser un meilleur calibrage des coquilles, il aurait fallu disposer d'un enregistrement continu de la température, de la salinité, du $\delta^{18}\text{O}_{\text{water}}$ pour chacun des individus récoltés.

3.3.5 Conclusions

Concernant le signal cyclique des rapports isotopiques de l'oxygène, il paraît raisonnable d'admettre que les coquilles de *Neopycnodonte* ont bien enregistré des fluctuations environnementales saisonnières de la Mer Égée. Cependant, le $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ des coquilles UNEP 7 a subi un enrichissement en ^{18}O de près de $0,9\text{‰} \pm 0,6$. Les causes de ce décalage apparent restent encore indéterminées. Il pourrait s'agir indifféremment :

- d'une déficience des méthodes de calcul des conditions environnementales actuelles ;
- d'un effet biologique propre à l'espèce ; Owen *et al.* (2002) ont ainsi déjà pu décrire un tel enrichissement du $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ de $+0,6\text{‰}$ chez *Pecten maximus*. Un tel résultat serait la conséquence d'un enrichissement du liquide extrapalléal par le rejet de CO_2 métabolique par l'organisme.

Néanmoins, les trois coquilles issues du site KC 32 montrent un appauvrissement de leur $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ relativement faible ($0,2\text{‰}$) (fig. 5-13). Ces résultats semblent plus fiables pour deux raisons :

- ces trois coquilles sont localisées dans un environnement plus profond et plus ouvert rendant ainsi les conditions environnementales plus stables et donc les données environnementales estimées plus fiables ;
- les résultats des trois coquilles sont congruents.

La valeur de correction de $0,2\text{‰}$ obtenue à partir de ces trois coquilles sera donc prise pour référence dans le calcul des paléotempératures lors des interprétations paléoenvironnementales des coquilles fossiles cénomaniennes et campaniennes.

Ces résultats restent à confirmer par une étude plus approfondie sur les modalités précises de la biominéralisation chez *Neopycnodonte cochlear*. Il paraîtrait ainsi intéressant de pouvoir mettre en culture cette espèce sous environnement contrôlé (température, salinité, pH, nature et composition des nutriments...). La validation de ces premiers résultats reste cependant incontournable pour la bonne interprétation des signaux isotopiques du carbone et de l'oxygène dans les reconstitutions environnementales futures.

3.4 Coquilles fossiles

Suite à cette première tentative de calibrage d'une espèce appartenant au groupe des Grypheidea, deux analyses différentes vont pouvoir être menées.

Il s'agira dans un premier temps de tester la validité du signal observé dans l'actuel. La variabilité et la congruence des signaux isotopiques enregistrés au sein de cette famille seront analysées au travers de l'étude de deux de ses genres, les *Ceratostreon* et les *Pycnodonte*.

Cette étude permettra ainsi de choisir un genre de référence pour discuter dans un second temps des variations climatiques au Cénomaniens et au Campanien.

3.4.1 Analyse de la variation du signal inter-groupe

3.4.1.1 Choix du matériel étudié

Dans le choix d'une lignée de référence parmi la famille des Grypheidea, plusieurs groupes semblaient disponibles. Les plus pertinents doivent posséder au moins trois propriétés :

- les groupes choisis doivent être pérennes durant au moins tout le Crétacé supérieur ; calibrer une espèce ou un genre s'étendant sur une courte période de temps n'aurait qu'une valeur très relative ;
- ces groupes doivent aussi d'être cosmopolites et récurrents le long des coupes, cette propriété permettant de multiplier les analyses et d'obtenir des données rapprochées à la fois dans le temps et dans l'espace ;
- ces huîtres doivent enfin coloniser le plus abondamment possible les bancs dans lesquels elles se trouvent ; en effet, les problèmes de diagenèse étant très fréquents, il est généralement nécessaire d'observer plusieurs dizaines d'échantillons avant de rencontrer une coquille suffisamment bien préservée pour être soumise à une analyse géochimique.

Après toutes ces considérations, seuls deux groupes semblaient remplir ces conditions :

- le genre *Pycnodonte* avec les espèces *Pycnodonte biauriculata* (et plus faiblement *Pycnodonte vesicularis*) pour le Cénomaniens et *Pycnodonte vesicularis* pour le Campanien ;
- le genre *Ceratostreon* avec les espèces *Ceratostreon flabellatum* pour le Cénomaniens et *Ceratostreon pliciferum* pour le Campanien.

Afin de départager ces deux candidats, quatre coquilles sont analysées (fig. 5-14). Deux coquilles sont issues du Cénomaniens supérieur de la coupe de l'Île Madame (bioconstruction inférieure de l'unité E analysée dans l'étude sclérochronologique) et deux autres sont issues du Campanien supérieur de la coupe de Meschers des « Nonnes » (troisième lumachelle de la biozone C VIII). Pour chacun de ces faciès, il est prélevé une coquille appartenant à chacun des deux genres précédemment énoncés. Il est alors possible de confronter les modalités

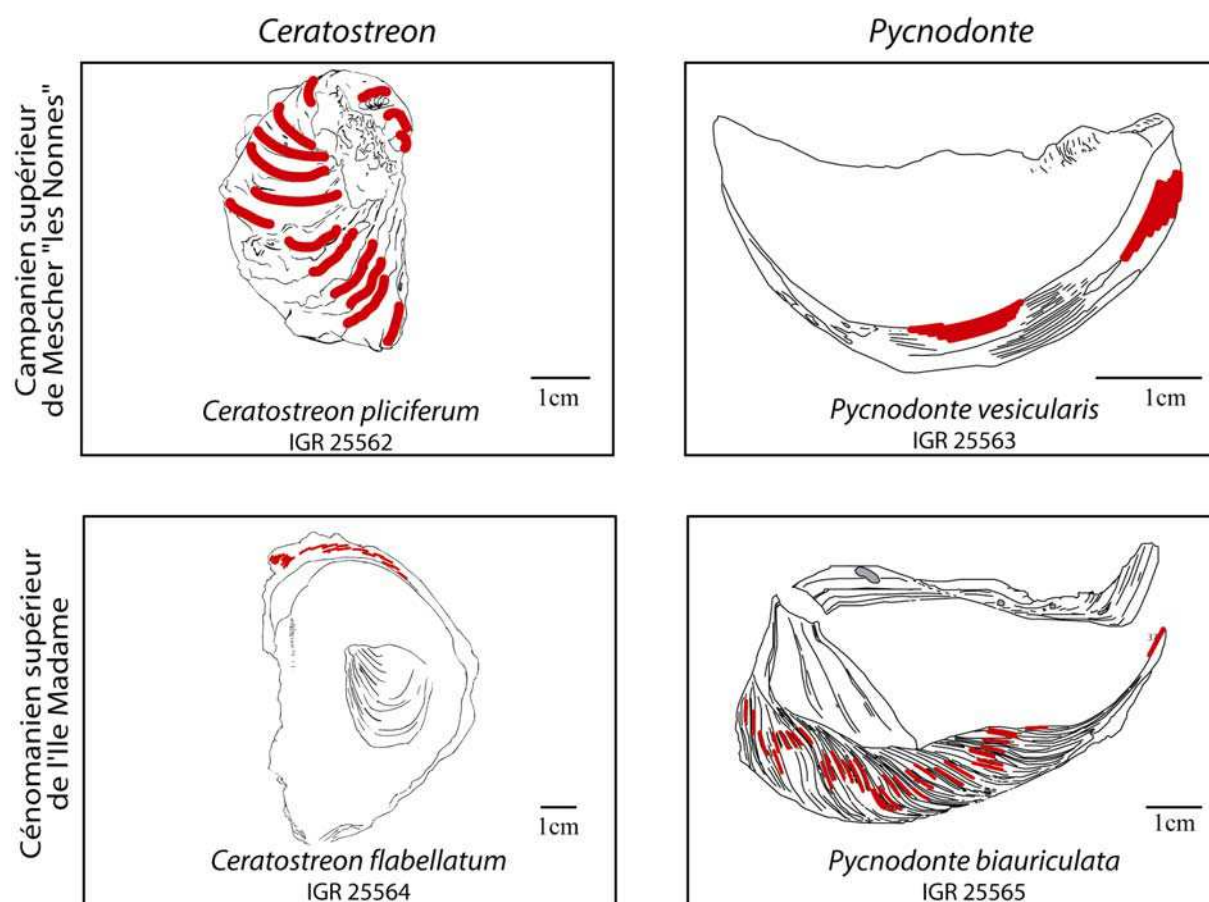


Figure 5-14 : Localisation des prélèvements effectués pour l'analyse des isotopes stables du Carbone et de l'Oxygène (en rouge).

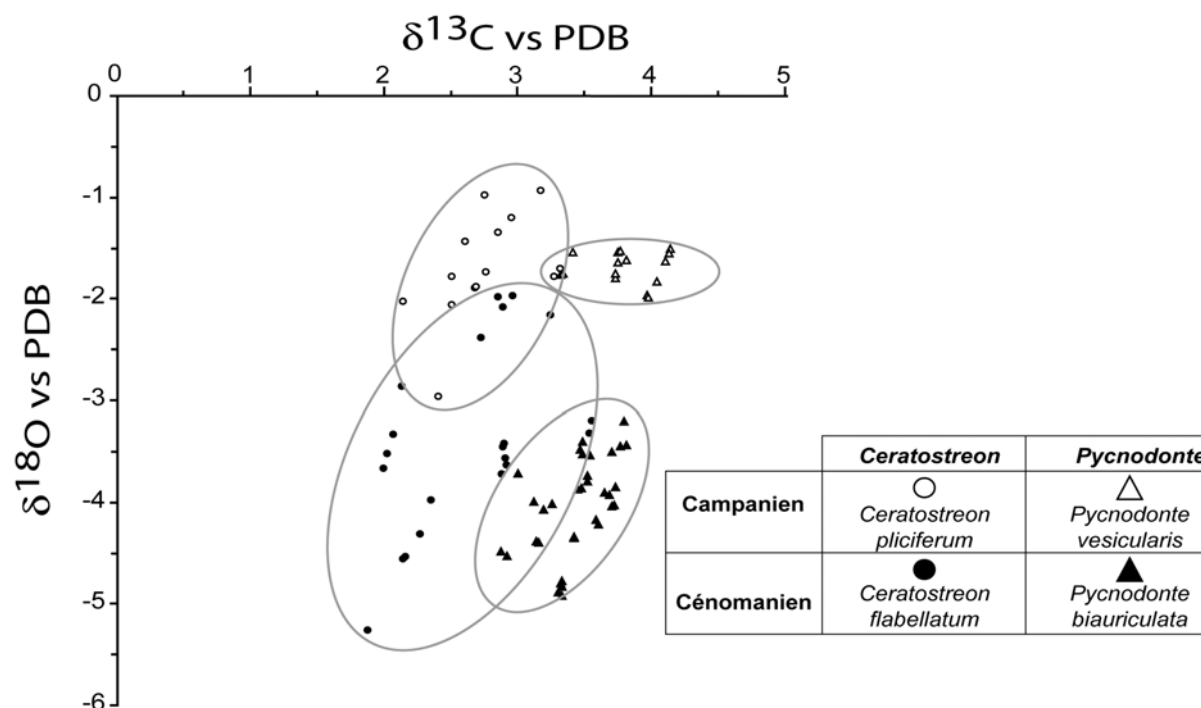


Figure 5-15 : Répartition globale de $\delta^{18}\text{O}$ et de $\delta^{13}\text{C}$ pour les différentes coquilles échantillonnées.

d'enregistrement d'un même environnement sédimentaire et de vérifier ainsi la cohérence des signaux. Les espèces *Pycnodonte biauriculata* et *Ceratostreon flabellatum* sont les espèces de référence pour la période cénomaniennne, et *Pycnodonte vesicularis* et *Ceratostreon pliciferum* sont les espèces de références pour la période campanienne.

3.4.1.2 Résultats

3.4.1.2.1 Diagenèse

Après l'examen de nombreuses coquilles sous observation macroscopique, microscopique et sous CL, seules les coquilles les mieux conservées ont été sélectionnées. Après cette première série de tests, le nombre potentiel d'échantillons analysables se réduit très fortement (de l'ordre de 1 pour 10 pour les meilleurs niveaux).

Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{18}\text{O}$ de chacune des coquilles sont représentées dans les figures 5-15 et 5-16. L'analyse de ces signaux isotopiques permet de valider définitivement les valeurs isotopiques obtenues sur chacune des stries de croissance.

La forme générale du signal obtenu peut être un premier indicateur de la qualité de préservation des coquilles. Si un signal plat peut signifier l'enregistrement de conditions environnementales stables sans saisonnalité, il peut tout aussi bien être le résultat d'une homogénéisation induite par la diagenèse. Cependant, la présence de fortes fluctuations dans le signal géochimique obtenu témoigne de la préservation de leurs signatures isotopiques originales. Elles enregistrent d'importantes fluctuations environnementales, comme il était possible d'en voir sur les coquilles actuelles.

Une dernière comparaison entre la signature isotopique du sédiment et le résultat des coquilles doit cependant être effectuée afin de vérifier chacune des valeurs.

Les compositions isotopiques des sédiments encaissant sont très différentes de celles des coquilles. Aucune valeur ne semble non plus aberrante, que ce soit de manière absolue ou au regard des autres valeurs issues d'une même coquille.

Il est donc possible de conclure que tous les échantillons prélevés sur ces quatre coquilles sont bien préservés.

3.4.1.2.2 $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$

D'après l'analyse de la figure 5-15, six résultats majeurs méritent d'être explicités :

- quel que soit l'étage, il est possible d'observer un décalage dans les rapports isotopiques du carbone de plus de 1 ‰ entre les deux genres ; les *Ceratostreon* et le *Pycnodonte* ont ainsi des valeurs moyennes respectives de 2,8‰ et 3,8‰ pour le Campanien et de 2,7‰ et 3,4‰ pour le Céno-manien ;
- quel que soit l'étage, il est possible d'observer une forte différence d'amplitude entre les deux genres, et ce, sur les deux rapports isotopiques de l'oxygène et du carbone ; les *Ceratostreon* et le *Pycnodonte* ont ainsi des amplitudes respectives de 2,8‰ et 3,8‰ pour le Campanien et de 2,7‰ et 3,4‰ pour le Céno-manien ;
- quel que soit le genre, il existe une forte différence d'amplitude dans les signaux du $\delta^{18}\text{O}$ du Céno-manien et du Campanien ;
- quel que soit le genre, il existe une différence de plus de 2‰ dans les rapports isotopiques de l'oxygène entre le Céno-manien et le Campanien ;

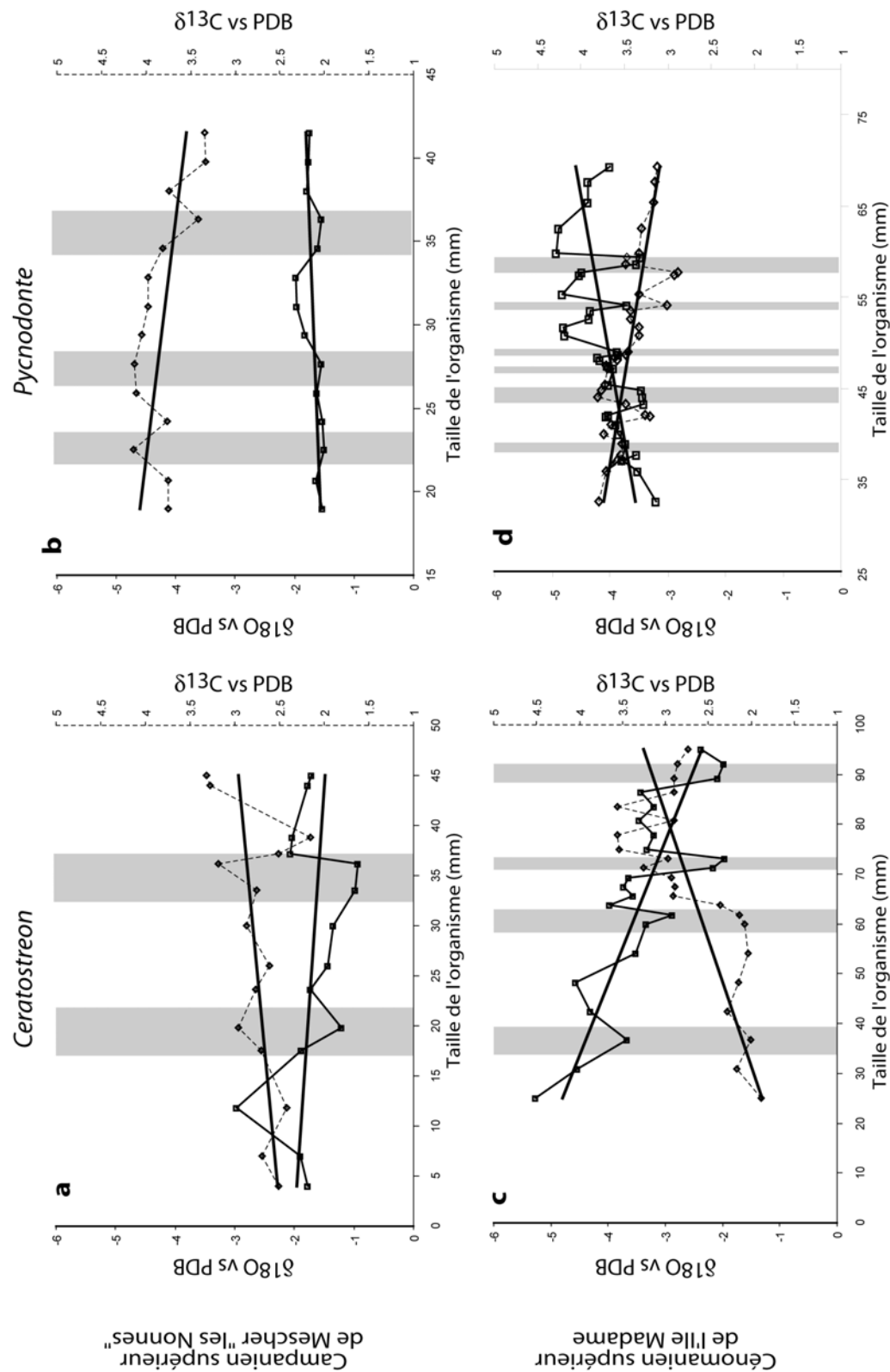


Figure 5-16 : Variation des signaux isotopiques des coquilles au cours de leur croissance. Les figures grisées représentent les périodes les plus froides : a) coquille de *Ceratostreon pliciferum* (Campanien supérieur) ; b) coquille de *Pycnodonte vesicularis* (Campanien supérieur) ; c) coquille de *Pycnodonte flabellatum* (Cénomanien supérieur) ; d) coquille de *Pycnodonte biauriculata* (Cénomanien supérieur).

- quel que soit le genre, il est possible d'observer une augmentation de plus de 0,5‰ du $\delta^{13}\text{C}_{\text{coquille}}$ entre le Cénomaniens et le Campanien ;
- quelle que soit l'espèce, l'évolution des signaux géochimiques du carbone et de l'oxygène reste congruente au travers du temps ; ce résultat témoigne du fait que les processus biologiques responsables de la biominéralisation évoluent peu dans un même genre ; il permet de conforter l'idée selon laquelle le calibrage d'espèces actuelles peut servir de référence dans l'analyse des coquilles fossiles.

3.4.1.3 Discussion

Les différences d'amplitude générale entre les deux signaux isotopiques (C et O) des deux genres étudiés peuvent être interprétées comme des différences physiologiques entre ces deux groupes. L'observation des variations des signaux au cours de l'ontogenèse de ces organismes permet ainsi d'explicitier ces différences de mécanismes (fig. 5-16). En effet, si les variations cycliques des changements isotopiques du carbone et de l'oxygène peuvent être imputées à des variations des conditions environnementales au Campanien, il est possible d'observer également une incorporation différente des éléments entre la partie juvénile et la partie la plus âgée des coquilles.

Chez les pycnodontes, l'incorporation moyenne des éléments (C et O) dans le carbonate de la coquille est assez constante au cours de l'ontogenèse. Seul la coquille de *Pycnodonte bauriculata* du Cénomaniens de l'Ile Madame montre une légère diminution de son signal de près de 0,5‰ pour l'oxygène entre les stades les plus juvéniles et les stades les plus vieux de la coquille. Pour comprendre ce phénomène, il faut alors rappeler que les deux sources de carbonates disponibles pour la formation de la coquille sont l'eau de mer (plutôt lourd) et le CO_2 produit par le métabolisme (plutôt léger). L'augmentation générale du signal témoigne donc de l'augmentation de la part du CO_2 métabolique dans l'édification de la coquille au cours du vieillissement. Ce phénomène peut être considéré comme naturel puisque tous les organismes ont une activité métabolique globalement proportionnelle à leur taille. L'augmentation de ce métabolisme induit donc une plus forte production de CO_2 qui se retrouve plus massivement intégré dans la coquille.

Les deux coquilles de *Ceratostreon* (et particulièrement celle de *Ceratostreon flabellatum*) présentent, quant à elles, une augmentation progressive de leurs $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ au cours de leur ontogenèse. La part du CO_2 métabolique dans l'édification de la coquille est donc curieusement beaucoup moins importante avec le vieillissement de l'animal. Si l'on considère qu'il est biologiquement impossible de diminuer l'activité métabolique d'un organisme tout en augmentant sa masse, cela signifie que ce sont en réalité les éléments constitutifs du carbonate issus de l'eau de mer qui sont proportionnellement plus concentrés dans la cavité extrapalléale. Cela permet d'envisager deux hypothèses :

- leur transport via le manteau est facilité ; étant donné que l'épaisseur de celui-ci est de plus en plus importante avec l'âge, cette hypothèse est a priori la moins probable ;
- le périostracum sécrété par la coquille est de plus en plus perméable ; l'hypothèse d'une dégénérescence de cette membrane au fur et à mesure du vieillissement de l'animal est donc à envisager.

3.4.1.4 Conclusion

Il existe une grande disparité dans l'enregistrement des signaux isotopiques de l'eau de mer suivant les groupes d'huîtres étudiés. Les calibrages effectués sur le groupe des *Ostrea* ou des *Crassostrea* dans l'Actuel ne sont donc pas transposables pour l'étude des Gryphaeidae.

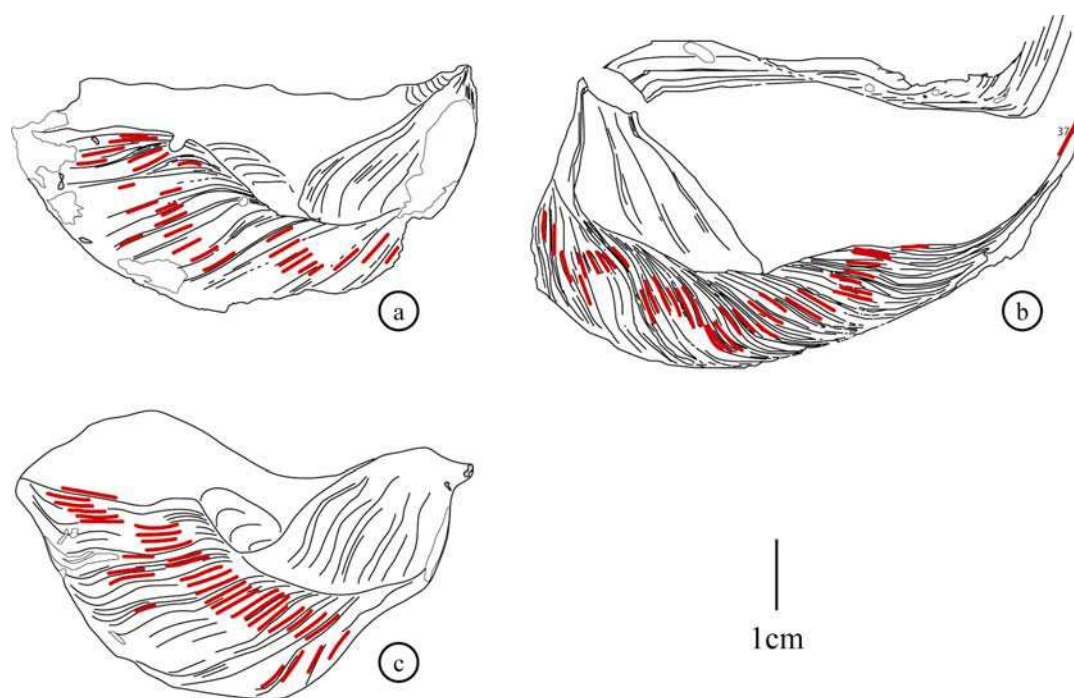


Figure 5-17 : Localisation des prélèvements effectués sur *Pycnodonte biauriculata* pour l'analyse des isotopes stables du Carbone et de l'Oxygène au Cénomanien (en rouge):
a) coquille issue du site de La Dionnière IGR 25566;
b) coquille issue du site de l'Ile Madame IGR 25565;
c) coquille issue du site de Roulet IGR 25567.

Sur les deux genres étudiés, seules les coquilles issues du groupe des *Pycnodonte* semblent les plus en équilibre avec l'eau de mer. L'effet vital introduit par la coquille de *Pycnodonte biauriculata* peut être considéré comme minime et aucun effet de ce genre n'est détecté dans la coquille de *Pycnodonte vesicularis*. L'utilisation du genre *Ceratostreon* dans les reconstitutions paléoenvironnementales est à exclure compte tenu de l'état actuel de nos connaissances sur les processus de biominéralisation.

3.4.2 Analyse des variations climatiques au Cénomanien et au Campanien

Suite au calibrage d'une *Neopycnodonte* actuelle (cf. partie 3.3), et à l'étude de variations du signal chez ce groupe, quatre coquilles fossiles de *Pycnodonte* ont été retenues pour l'analyse des variations climatiques au Cénomanien et au Campanien. La première provient du Campanien supérieur (fig. 5-14), les trois autres du Cénomanien supérieur (fig. 5-17). Celle du Campanien supérieur n'est autre que la coquille de *Pycnodonte vesicularis* déjà utilisée pour étudier les variations isotopiques inter-groupe (cf. partie 3.4.1). Les coquilles du Cénomanien supérieur sont toutes des *Pycnodonte biauriculata* provenant de la zone à Naviculaire du Cénomanien supérieur. Elles ont cependant été échantillonnées sur trois sites différents.

La première coquille analysée est issue du site du niveau E du site de l'Ile Madame. Il s'agit de la coquille déjà utilisée pour étudier les variations isotopiques inter-groupe.

La deuxième coquille analysée est issue de la coupe de l'ancienne carrière de Roulet. Cette *Pycnodonte biauriculata* provient de la lumachelle de l'unité E dont la population a déjà été analysée dans la partie sclérochronologie.

La dernière coquille provient du site de La Dionnière, et est également issue de la population étudiée dans l'analyse sclérochronologique.

3.4.2.1 Diagenèse

L'analyse de la diagenèse affectant les coquilles du Cénomaniens de l'Ile Madame et du Campanien de la coupe des Nonnes a déjà été étudiée dans la partie 3.4.1.2.1. Aucun des prélèvements effectués sur ces coquilles n'a montré d'évidence d'altération.

Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{18}\text{O}$ de chacune des coquilles ainsi que celles de leur sédiment encaissant sont représentées dans la figure 5-18. L'analyse de ces signaux isotopiques permet, comme précédemment, de valider définitivement les valeurs isotopiques obtenues sur chacune des stries de croissance.

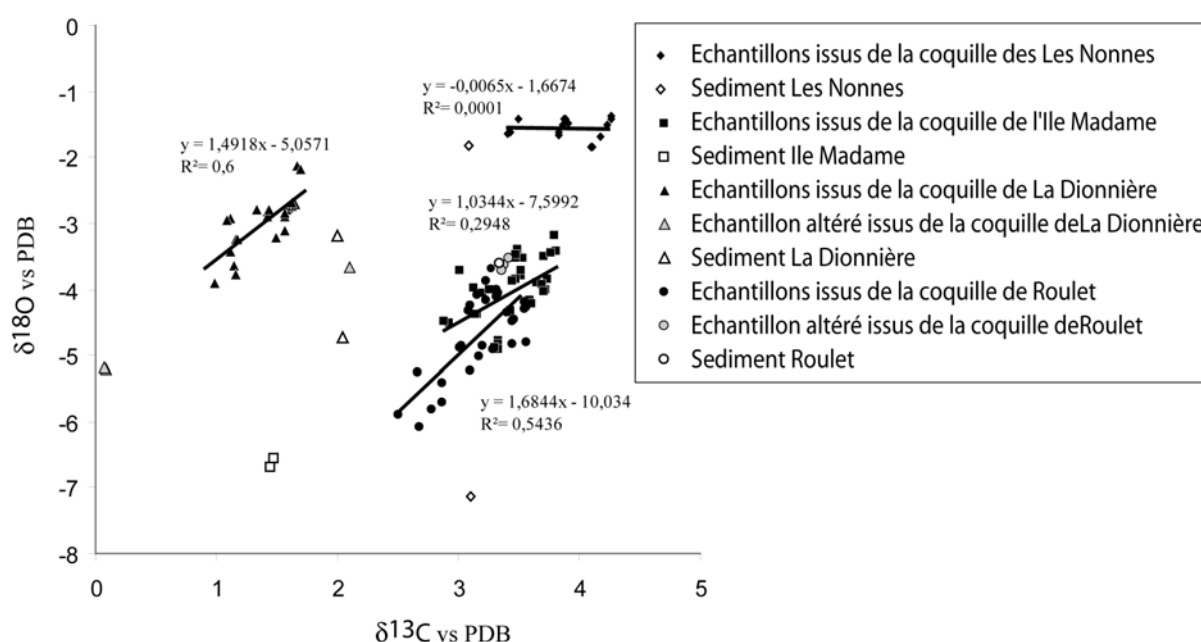


Figure 5-18 : Répartition globale du $\delta^{18}\text{O}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ pour les différentes coquilles de *Pycnodonte* échantillonnées.

Trois échantillons issus de la coquille de La Dionnière montrent des valeurs isotopiques très différentes de la tendance générale. Ces échantillons ont soit un enrichissement de leur $\delta^{13}\text{C}$ similaire au sédiment encaissant (de plus de 0,5‰), soit une diminution de près de 1‰ de leur $\delta^{13}\text{C}$ et de leur $\delta^{18}\text{O}$. Le fait que ces trois échantillons aient été prélevés dans la même zone de la coquille plaide en faveur d'une possible recristallisation partielle de cette zone. Il paraît donc raisonnable d'écarter ces valeurs des analyses futures.

L'analyse de la coquille du site de Roulet est ambiguë. Elle présente des valeurs de coquille semblables à celles de du sédiment. Il devient alors difficile de pouvoir anticiper sur le sens d'une modification éventuelle du signal. Pour éviter toute ambiguïté quant à d'éventuels problèmes de contamination, les valeurs isotopiques les plus proches de celle du sédiment (correspondant à trois échantillons positionnés en bordure de coquille) sont éliminées (figs 5-17 et 5-18). Il ne semble cependant pas qu'elles aient un impact significatif sur l'analyse globale de la coquille.

Les deux cas évoqués ci-dessus rappellent que pour détecter la diagenèse, aucune des méthodes utilisées isolément ne permet de résoudre ce problème. Ce n'est qu'en multipliant les approches que de tels risques peuvent être écartés.

3.4.2.2 $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$

La figure 5-18 montre qu'il peut exister chez certaines coquilles (Roulet, La Dionnière) une corrélation positive entre les signaux de l'oxygène et du carbone mesurés. Une telle corrélation pourrait suggérer qu'il existe un mécanisme de fractionnement des isotopes du carbone en fonction de la température (Geary *et al.*, 1992). Cette corrélation pourrait également provenir du fait que le carbone léger est incorporé préférentiellement pendant les périodes de forte croissance. Ces périodes de forte croissance correspondant en général à des intervalles chauds (caractérisés par un faible $\delta^{18}\text{O}$), la relation entre oxygène et carbone serait plus indirecte (Wefer et Kilingley, 1980). Cette dernière relation ne serait cependant valable que pour une certaine gamme de températures puisqu'il a par exemple été démontré chez de nombreux organismes tel que l'huître actuelle *Crassostrea virginica* que durant les périodes de fortes chaleurs (au-dessus de 28°C), l'animal n'était plus capable de former sa coquille (Surge *et al.*, 2001).

L'évolution des valeurs de $\delta^{18}\text{O}$ et $\delta^{13}\text{C}$ au cours de la croissance est reportée sur la figure 5-19. Les rapports isotopiques de l'oxygène montrent une alternance cyclique dans leurs signaux :

- la coquille campanienne de la coupe des Nonnes montre deux cycles isotopiques oscillant entre -2,0 et -1,5‰ (amplitude: 0,5 ‰) ;
- la coquille cénomaniennne de La Dionnière montre quatre cycles isotopiques oscillant entre -3,5 et 1,7‰ (amplitude: 1,8‰) ; les périodes de fortes valeurs isotopiques se répartissent le long de la coquille à 45, 51, 56 et 60 mm du crochet ;
- la coquille cénomaniennne de l'Ile Madame montre six cycles entre -4,5 à -2,8‰ (amplitude: 1,7‰) ; les pics négatifs en $\delta^{18}\text{O}$ se répartissent le long de la coquille à 37, 43, 47, 49, 54 et 59 mm du crochet ; étant donnée la rythmicité de ces pics, il peut être considéré que l'échantillonnage a manqué deux pics supplémentaires aux alentours de 62 et 65mm ;
- la coquille cénomaniennne de Roulet montre cinq cycles entre -5,8 et -3,4‰ (amplitude: 2,4‰) ; les pics négatifs en $\delta^{18}\text{O}$ se répartissent le long de la coquille à 50, 56, 59, 61, 63 mm du crochet.

Si la partie la plus juvénile des coquilles ne peut être échantillonnée du fait de sa trop faible épaisseur, il est cependant possible de constater une grande rythmicité dans l'apparition de ces pics négatifs en $\delta^{18}\text{O}$ correspondant à des périodes « hivernales ». La diminution progressive de l'écartement situé entre deux pics souligne un ralentissement de la vitesse de croissance des organismes. Contrairement à l'espèce *Pycnodonte vesicularis* campanienne qui montre une succession ininterrompue de couches lamellaires, la microstructure de l'espèce cénomaniennne *Pycnodonte biauriculata* est en phase avec les variations isotopiques de l'oxygène. Les périodes « hivernales » sont visibles à l'œil nu et correspondent d'un point de vue microstructural à la diminution importante des couches vésiculaire décrites plus précisément dans la partie « sclérochronologie ». La cyclicité des signaux isotopiques de l'oxygène assignée à une forte cyclicité saisonnière est en phase avec la rythmicité microstructurale. Les périodes les plus froides correspondent au maximum de développement des couches lamellaires. Cette observation confirme donc bien l'hypothèse émise dans l'analyse sclérochronologie selon laquelle chacun des faisceaux observés correspond à une année de croissance.

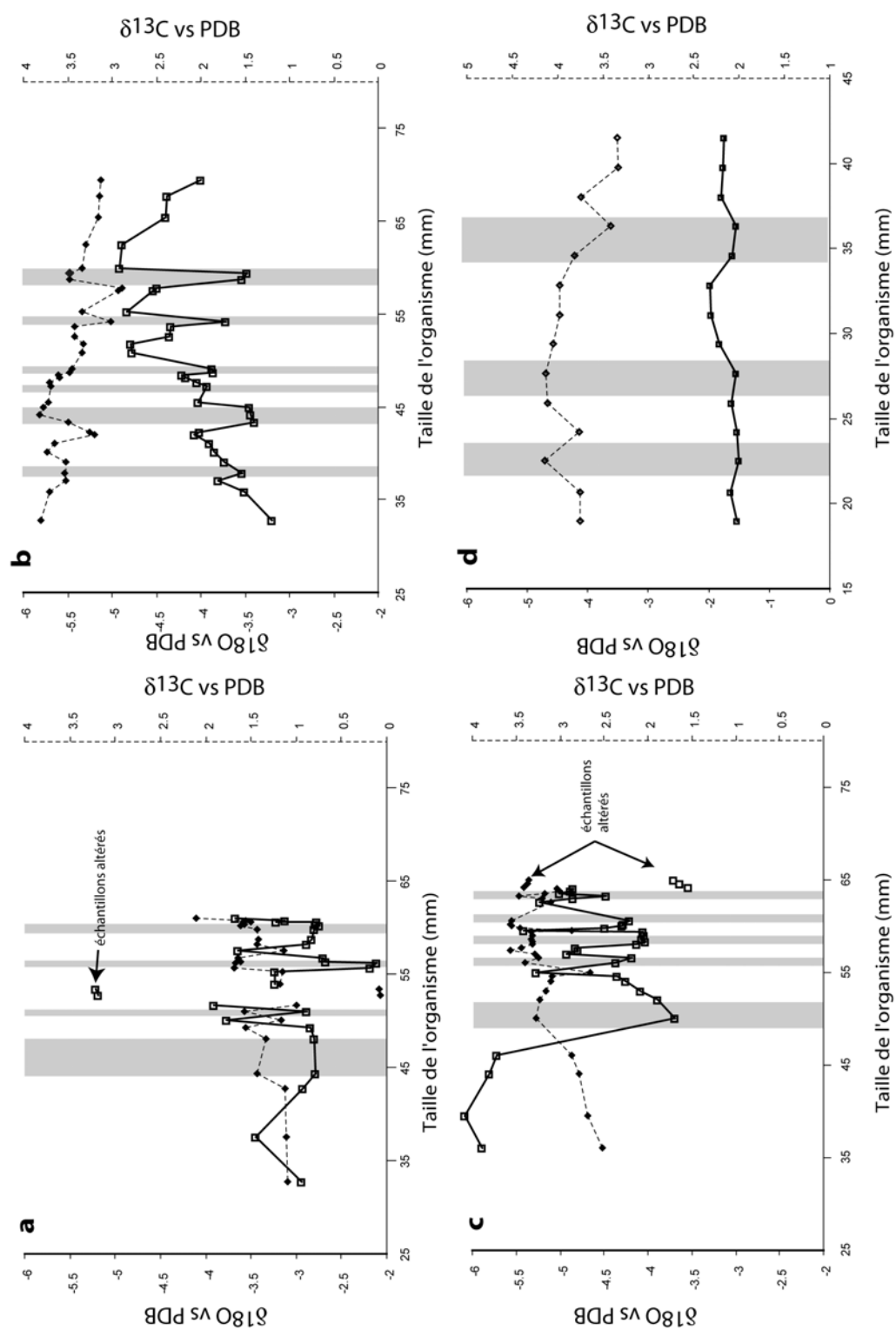


Figure 5-19 : Variations des signaux isotopiques des *Pycnodonte* au cours de leur croissance. Les figurés grisés représentent les périodes les plus froides.
 a) *Pycnodonte biauriculata* de La Dionnière, Cénomanien supérieur.
 b) *Pycnodonte biauriculata* de L'île Madame, Cénomanien supérieur.
 c) *Pycnodonte biauriculata* de Roulet, Cénomanien supérieur.
 d) *Pycnodonte vesicularis* de la coupe des Nonnes, Campanien supérieur.

Les rapports isotopiques du carbone dans ces mêmes coquilles montrent également une forte cyclicité. Les valeurs du $\delta^{13}\text{C}$ oscillent entre 1,4 et 2,1‰ (amplitude: 0,7‰) pour la coquille cénomanienne de La Dionnière, entre 2,9 et 4,2‰ (amplitude: 1,3‰) pour la coquille cénomanienne de l'Île Madame, entre 2,5 et 3,6‰ (amplitude: 1,1‰) pour la coquille cénomanienne de Roulet et entre 3,3 et 4,1‰ (amplitude: 0,8‰) pour la coquille campanienne de la coupe des Nonnes.

Mise à part cette forte cyclicité du signal, les valeurs du $\delta^{18}\text{O}$ et du $\delta^{13}\text{C}$ des coquilles de La Dionnière et de Roulet ont un signal beaucoup plus constant que la coquille de l'Île Madame. L'amplitude des cycles ainsi que leurs valeurs moyennes peuvent être considérées comme stables entre les stades les plus juvéniles et les stades les plus vieux de la vie de l'animal. Cela témoigne de la faible influence d'effets cinétiques ou métaboliques chez ce groupe. Le CO_2 rejeté lors de périodes de forte activité métabolique a un rôle mineur sur la biominéralisation. La production carbonatée se fait donc bien en équilibre avec l'eau de mer.

En appliquant l'équation des paléotempératures proposée par Anderson et Arthur (1983) il apparaît que les températures endurées par les coquilles cénomaniennes de *Pycnodonte bauriculata* s'étendraient entre 19,9 et 28,2°C pour La Dionnière, 24,8 et 33,2°C pour l'Île Madame et entre 27,1 et 39,3°C pour Roulet (selon l'hypothèse d'un $\delta^{18}\text{O}_{\text{Eau de Mer}}$ invariant, d'une salinité constante à 35‰ et d'une correction de +0,2‰ pour tenir compte de l'effet vital calculé dans la première partie).

Sous les mêmes conditions, les paléotempératures calculées pour la coquille de *Pycnodonte vesicularis* campanienne étudiée seraient comprises entre 17,3°C et 19,3°C, soit une amplitude thermique réduite à 2°C.

3.4.2.3 Discussion

3.4.2.3.1 Environnement cénomanien

Si l'on considère que la plupart des cycles isotopiques n'ont été enregistrés que par seulement trois ou quatre échantillons, il paraît assez difficile de garantir que ceux-ci sont représentatifs de toutes les conditions environnementales supportées par l'animal. Néanmoins, plus de trente échantillons ont été réalisés sur chacune des coquilles fossiles. La probabilité de mesurer les valeurs les plus extrêmes devient alors forte. Les résultats obtenus sont donc dans leur ensemble représentatifs des conditions environnementales endurées par les organismes. Il paraît donc légitime qu'elles puissent alimenter une discussion générale sur les conditions climatiques saisonnières dans le Cénomanien supérieur.

Sur les résultats obtenus à partir de l'analyse du $\delta^{18}\text{O}$, deux résultats principaux doivent être soulignés.

- (1) Les valeurs mesurées sur les coquilles sont toutes très basses, s'étalant de -6,1‰ pour la plus faible (Roulet) à -2,7‰ pour la plus forte (La Dionnière). Elles se traduisent donc par des températures très élevées respectivement de 39,3°C et 19,9°C. Ces résultats sont en accord avec la gamme de résultats obtenus dans des études précédentes (Frakes, 1979; Frakes *et al.*, 1994; Jenkins *et al.*, 1994; Veizer *et al.*, 1997; Veizer *et al.*, 1999; Price et Hart, 2002) et réalistes par rapport à la situation paléogéographique des affleurements étudiés. Si on considère les reconstitutions paléogéographiques réalisées par Philip *et al.* (1993), ces trois affleurements sont situés au Cénomanien supérieur sur une latitude d'environ 35°N. Il n'est donc pas aberrant de rencontrer un climat sous influence tropicale.

- (2) L'amplitude du signal isotopique de l'oxygène de chacune des coquilles étudiées est très forte (de 1,7‰ à 2,4‰). Dans un contexte de salinité normale, cela correspondrait à des amplitudes thermiques comprises entre 8,4°C (Ile Madame) à 12,2°C (Roulet). Cependant, ces amplitudes thermiques sont probablement de moins grande importance. Les températures estivales correspondant à de fortes valeurs en $\delta^{18}\text{O}$ peuvent être légèrement surestimées s'il y a eu d'importants apports d'eau douce. Le développement de telles colonies d'huîtres n'est probablement pas aléatoire et nécessite l'apport d'importants courants côtiers (apports fluviaux ?) chargés de nutriments. Les faibles valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ semblent également renforcer cette hypothèse. Cependant, ces changements de $\delta^{13}\text{C}$ sont relativement faibles et un tel argument doit être utilisé avec précaution. Les rapports isotopiques du carbone sont souvent très changeants et dépendent de nombreux autres facteurs internes (physiologiques) et externes (environnementaux ou micro-environnementaux) (Romanek *et al.*, 1992). Toutefois, ces fluctuations de salinité induites par des apports d'eaux continentales ne peuvent expliquer à elle seules d'aussi importantes variations du signal isotopique. Le climat cénomanien est donc marqué par une importante amplitude thermique probablement doublée d'importants apports hydriques en période estivale. Si ces apports hydriques sont à relier à des hausses de précipitations, ils seraient donc marqués par des « hivers » chauds et secs et des étés encore plus chauds et humides.

La disparité existant entre les résultats fournis par les coquilles de l'Ile Madame, de Roulet (Bassin Aquitain) et La Dionnière (Bassin Parisien) suggère une forte variabilité entre les conditions environnementales entre ces différents sites. Trois hypothèses peuvent expliquer une telle différence.

- (1) Ces différences pourraient être tout simplement dues à des conditions climatiques locales particulières tel qu'un positionnement différent de la colonie par rapport aux courants côtiers.
- (2) Les températures moyennes obtenues pour chacun des affleurements résultent simplement de la distribution latitudinale de chacun d'eux. Les températures de La Dionnière (située plus au nord) sont globalement plus froides que celle de L'Ile Madame ou encore que celles de Roulet.
- (3) Cette différence pourrait être expliquée par un manque de synchronisme entre les différents prélèvements. En effet, la zone à Naviculaire est, en durée, l'une des biozones les plus importantes du Cénomanien. Jenkins *et al.* (1994) ont montré dans leur étude géochimique des séries albiennes à campaniennes du Kent qu'il existait une diminution progressive du signal de $\delta^{18}\text{O}$ au cours du Cénomanien. La différence mesurée pour cette période est presque de 1‰. Dans cette hypothèse, la coquille de La Dionnière serait plus ancienne que les deux autres.

Concernant la gamme de température permettant le développement de l'espèce *Pycnodonte biauriculata*, on peut considérer qu'elle est relativement large puisque comprise entre 17°C et 39°C. Par comparaison avec un ostréidé actuel (à défaut de pouvoir le faire avec l'huître actuelle *Neopycnodonte cochlear* beaucoup plus proche des pycnodontes étudiés), *Crassostrea virginica* ne se développe que dans des températures comprises entre 12°C et 33°C (Galtsoff, 1964) et possède un optimum de développement entre 17,5°C et 32,5°C. On constate alors que si l'amplitude thermique reste quasiment inchangée (de l'ordre de 20°C) les températures optimales de développement sont presque rehaussées de 10°C.

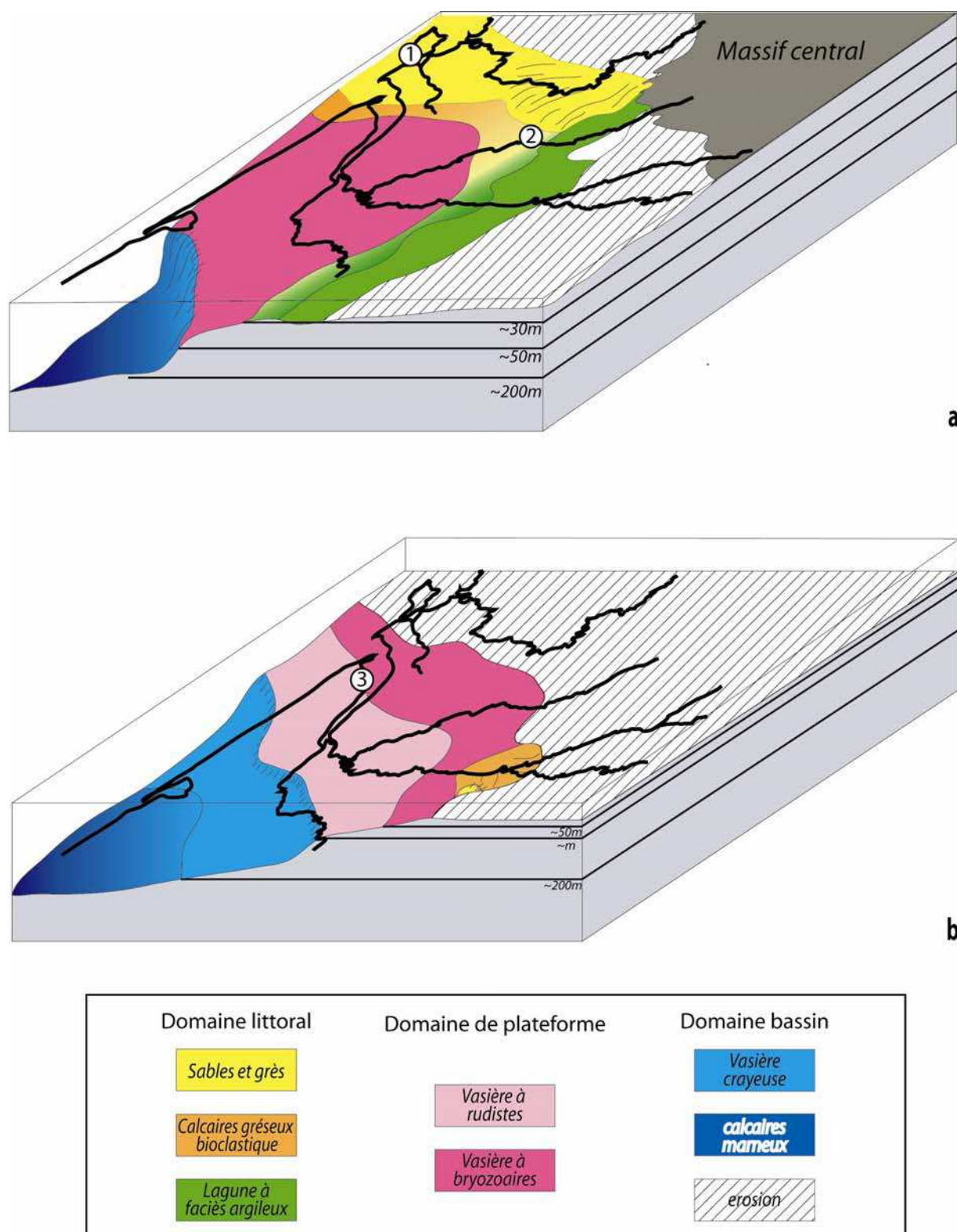


Figure 5-20 : Reconstitutions paléographiques du Crétacé supérieur. et localisation des coquilles nord-aquitaines échantillonnées (Modifié et simplifié d'après Platel, 1989).

a) Cénomanien ; b) Campanien.

1) Ile Madame ; 2) Roulet ; 3) Les Nonnes

3.4.2.3.2 Environnement campanien

Si les conditions environnementales du Campanien sont connues pour être plus froide que celles du Cénomanien, elles apparaissent par ailleurs comme dotées d'une moins grande amplitude thermique. Deux hypothèses principales peuvent expliquer un tel résultat : soit les conditions climatiques du Campanien sont effectivement plus stables qu'au Cénomanien, soit les huîtres échantillonnées se situent sous la thermocline. En observant les schémas paléogéographiques reconstitués par Platel (1989) pour ces deux époques (fig. 5-20), les huîtres campaniennes échantillonnées se seraient en effet développées plus profondément que celles du Cénomanien (respectivement positionnées à environ 50 et 30 mètres). Le fait qu'une amplitude thermique de près de 2°C soit encore mesurable à une telle profondeur plaide plutôt pour cette deuxième hypothèse. Il devait toujours exister une saisonnalité au Campanien, mais elle fut très faiblement enregistrée. L'échantillonnage de plusieurs huîtres le long de ce profil de dépôt devrait pouvoir à court terme confirmer cette hypothèse et également permettre de positionner la thermocline.

Spero *et al.* (1997) ont démontré à partir de mesures expérimentales sur des foraminifères planctoniques actuels, symbiotiques et non symbiotiques (respectivement *Orbulina universa* et *Globigerina bulloides*), que les rapports $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$ de la calcite des tests carbonatés diminuent avec l'augmentation de la concentration en ion carbonate de l'eau de mer $[\text{CO}_3^{2-}]$. Spero *et al.* (1997) s'interrogent alors sur les reconstitutions paléocéanographiques faites jusqu'alors pour la période glaciaire et suggèrent qu'en raison d'un océan glaciaire à pH plus élevé que l'actuel océan (Sanyal *et al.* 1995), il est possible que les interprétations sous-estiment les températures de la période glaciaire. En effet, l'hypothèse que la diminution observée du $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ glaciaire était due à un transfert de carbone terrestre vers l'océan (Shackleton, 1977) peut alternativement s'expliquer par une augmentation de l'alcalinité de l'océan (Lea *et al.* 1996). Les effets de ces concentrations en ion carbonates pourraient également expliquer quelques variations très extrêmes décrites pour les du Protérozoïque et Phanérozoïque (Kaufman, *et al.* 1993). Si la présence de calotte glaciaire au Cénomanien et au Campanien ne semble pas avoir été démontrée, il paraît cependant important de s'intéresser aux variations du pH de l'eau de mer au cours du Crétacé supérieur. D'après les études menées par Zeebe (2001), il existe une forte disparité entre les pH des eaux de mer actuelle, campanienne et cénomanienne. Selon le modèle de Berner (1994), les températures calculées au Cénomanien supérieur seraient alors sous-estimées de $\sim 1,2^{\circ}\text{C}$ (pour un pH de $\sim 7,98$) et celles du Campanien de $\sim 0,9^{\circ}\text{C}$ (pour un pH de $\sim 8,02$). Evidemment, ces estimations du pH de l'eau de mer sont issues de modèles numériques théoriques et donc sujettes à caution quant à leurs réelles valeurs locales. Il pourrait être alors intéressant de compléter nos analyses isotopiques de l'oxygène et du carbone par une analyse isotopique du bore considéré comme un proxy important pour l'étude des variations du pH au cours du temps (Hemming et Hanson, 1992; Vengosh *et al.*, 1991).

4 Conclusions

Les études sclérochronologiques permettent d'accéder à une haute résolution temporelle. Outre l'estimation de l'âge de chacun des organismes, il est parfois possible de quantifier précisément le temps que peut représenter une couche sédimentaire d'ordre annuel à pluriséculaire. Les lumachelles à *Pycnodonte biauriculata* de La Dionnière ou de l'île Madame ont pu par exemple être évaluées respectivement à des tranches de temps de 400 et 10 ans.

Plus globalement, les études sclérochronologiques permettent des reconstructions paléocéanographiques et paléogéographiques. Elles apportent ainsi des informations complémentaires aux reconstructions paléoenvironnementales issues de données paléontologiques et sédimentologiques plus « classiques ».

Cette étude constitue une première tentative de calibrage des signaux géochimiques des isotopes stables chez la famille des *Gryphaeidae*. La méthodologie développée permet de travailler à l'échelle des stries de croissance de la coquille. Il est ainsi possible d'accéder à des variations climatiques saisonnières.

Une première tentative de calibrage des modalités d'enregistrement isotopique a pu être réalisé sur l'huître actuelle *Neopycnodonte cochlear* afin de vérifier et quantifier la présence d'effet vital chez ce groupe. Malgré les incertitudes sur la biologie de cet organisme et les conditions environnementales réelles endurées par les spécimens étudiés, ce groupe semble être globalement en équilibre isotopique avec le milieu extérieur, permettant ainsi d'enregistrer les fluctuations saisonnières du $\delta^{18}\text{O}_{\text{eau de mer}}$. Un léger enrichissement de +0,2‰ a pu être constaté dans l'enregistrement isotopique de l'oxygène, mais ce résultat reste cependant à confirmer.

Les modalités d'enregistrement des rapports isotopiques (C et O) de l'eau de mer sont très différentes suivant le groupe d'huîtres étudié. Il a été ainsi montré que l'enregistrement des *Ceratostreon* n'est pas le même que celui des *Pycnodonte*. Ces différences sont imputables à l'action d'effets biologiques au cours de la biominéralisation. A ce titre, Le groupe des *Pycnodonte* semble plus approprié que celui des *Ceratostreon* pour réaliser une analyse paléoenvironnementale.

L'analyse des *Pycnodonte* a démontré l'existence d'un climat généralement chaud, doublé d'une forte amplitude thermique saisonnière, au Cénomanien. Les fortes valeurs des $\delta^{18}\text{O}_{\text{coquille}}$ obtenus pourraient également signifier l'effet d'importantes précipitations durant les périodes « estivales ». A l'inverse, les coquilles analysées dans le Campanien témoignent de conditions climatiques chaudes mais relativement constantes. Ce dernier résultat reste cependant à confirmer par un échantillonnage plus complet le long de la plateforme afin de s'assurer de la position de la thermocline à cette époque.

Finalement, l'utilisation conjointe des analyses d'isotopes stables et de la sclérochronologie permet d'appréhender autrement la paléobiologie des fossiles étudiés. Les conditions optimales de développement des organismes et des populations peuvent être appréhendées par la modélisation de courbes de croissance. Ce résultat est important si l'on souhaite s'affranchir des raisonnements actualistes ou tester leur validité. L'étude de *Pycnodonte biauriculata* est ainsi démonstrative puisqu'il est possible de se rendre compte que si cette espèce développe ses colonies dans des environnements relativement profonds (entre 30 et 50 mètres), elle préfère cependant coloniser des environnements beaucoup plus hydrodynamiques que ceux de sa descendante *Neopycnodonte cochlear*.

Conclusions et Perspectives

Conclusions et Perspectives

Quel que soit le groupe utilisé en paléontologie, la lecture d'un paléoenvironnement au sein d'une unité biosédimentaire reste encore un exercice difficile. L'utilisation des huîtres à cette fin ont souvent été délaissées, à tort, au profit d'autres organismes (échinides, inocérames, pectinidées...) alors qu'elles se révèlent être d'intéressants marqueurs paléoenvironnementaux.

Si les conclusions apportées dans cette étude sont donc basées sur une vaste étude de terrain, elles pourraient cependant gagner en robustesse en élargissant la zone d'étude d'un point de vue temporel et spatial.

L'analyse des assemblages

Comme tous les éléments du benthos, les ostréidés sont particulièrement sensibles aux variations environnementales et à la dynamique sédimentaire. Cette sensibilité, qui conditionne à l'origine la structure géométrique de leurs populations, se retrouve largement exprimée dans la configuration spatiale de leurs assemblages fossiles. Ils sont ainsi parmi les seules organismes à constituer à eux seuls de véritables lumachelles *sensu stricto*. L'organisation géométrique de leur accumulation peut être ainsi soit tridimensionnelle, avec répartition au sein même du sédiment (« intérieur » d'un banc) ou bidimensionnelle, avec implantation à la surface du sédiment (surface ferme, voire « durcie »). Les changements de régimes sédimentaires se traduisent alors dans l'arrangement géométrique de ces assemblages. Il est démontré dans cette étude que tous ces assemblages n'ont cependant pas la même valeur et les mêmes aptitudes en terme de reconstitutions environnementales. Certains assemblages particulièrement bien préservés permettent 1) d'apporter des informations précises sur les paléoconditions du milieu et 2) de quantifier précisément le temps que peut représenter une couche sédimentaire (pour une échelle de temps d'ordre annuel à pluriséculaire). D'autres assemblages ne sont au contraire qu'une accumulation post-mortem d'individus allochtones, rendant restreignant ainsi la précision des reconstitutions paléoécologiques. Une hiérarchisation de ces différents assemblages a pu être établie, définissant ainsi les grands types de faciès à huîtres et leur propriété. Cette étude taphonomique est essentielle pour ne pas commettre d'erreur dans les analyses environnementales futures.

Dans un second temps, la distribution de ces assemblages d'ostréidés a été confrontée avec les paramètres séquentiels relevés sur le terrain, de l'échelle de la paraséquence jusqu'à la séquence de dépôt de 3^{ème} ordre, pour les différents terrains des périodes géologiques étudiées. Il est alors possible de constater que la dynamique des assemblages à huîtres est en étroite relation avec la dynamique des variations séquentielles du niveau marin. Les assemblages d'huîtres 3D et 2D se révèlent alors d'importants marqueurs de discontinuités sédimentaires et donc des surfaces stratigraphiques remarquables.

A cette étape de l'analyse il n'est cependant pas possible de caractériser chacune de ces séquences (MFS, FS, UN...) ni de hiérarchiser les différentes séquences. Une étude importante reste donc à faire pour tenter de résoudre ces lacunes à une échelle d'observation.

L'analyse des espèces

Au travers de l'étude de terrain, ce sont au total 18 espèces différentes qui ont pu être recensées toutes époques confondues. Contrairement à l'idée répandue, la plasticité morphologique de ce groupe n'est pas un frein à des études systématiques. Les espèces d'ostreïdés sont peu nombreuses et généralement clairement distinctes les unes des autres. La seule difficulté majeure soulignée dans cette étude reste la définition d'une limite franche entre deux chrono-espèces. Un travail morphométrique majeur devrait être alors entrepris dans ce sens.

Cependant, cette surprenante plasticité peut se révéler comme un atout lors des reconstitutions paléoenvironnementales. Comme chez de nombreux autres groupes (coraux, échinides...), la présence d'écomorphotypes a pu être clairement mise en évidence. Plusieurs variétés ont ainsi démontré leur sensibilité vis à vis du taux d'induration de leur substrat. L'analyse de la distribution de ces morphologies d'ostreïdés permet ainsi d'appréhender les conditions édaphiques du milieu.

Plus généralement, l'adéquation de chacune des espèces étudiées vis à vis de nombreux paramètres paléoenvironnementaux (agitation, turbidité, oxygénation, salinité, ...) a pu être discuté. Ainsi les ostreïdés se répartissent sur une grande variété de domaines marins compris entre les étages intertidal et bathyal. Sur ces bases, l'étude de la composition faunique en ostreïdés peut aider à la compréhension des conditions du remplissage sédimentaire lors d'une analyse séquentielle du niveau marin. Ces associations peuvent ainsi permettre de définir plus précisément chacune des limites de séquence et participer à leur hiérarchisation.

Enfin, la distribution écologique des espèces fut également confrontée à la dynamique de répartition des espèces associées. Les milieux communs aux rudistes et aux huîtres (pour le Cénomanien) et aux échinides et aux huîtres (pour le Messinien) ont pu être discutés. Cette démarche a pour finalité la réalisation d'une échelle de mesure des conditions environnementales communes aux deux groupes, la rendant ainsi plus complète et plus robuste. Cette démarche gagnerait à être multipliée sur de nombreux autres groupes afin d'établir des modèles environnementaux plus synthétiques.

L'analyse des coquilles

L'étude sclérochronologique des ostreïdés (étude des incréments périodiques de la coquille) a été utilisée comme marqueur de conditions paléoenvironnementales passées avec deux types d'approches : (1) une analyse des paramètres aux origines des changements microstructuraux chez l'espèce *Pycnodonte biauriculata*; (2) la reconstitution des courbes de croissance de plusieurs populations de cette même espèce permettant de mettre en évidence l'influence des conditions environnementales au sein d'une population. Il est alors possible de se rendre compte de l'extrême sensibilité d'une seule espèce d'ostreïdés vis à vis des fluctuations paléoenvironnementales. Ces premiers résultats encourageant mériteraient alors d'être étendue à d'autres espèces afin de pouvoir compléter les informations paléoécologiques obtenues par les analyses effectuées à l'échelle des assemblages et des espèces des ostreïdés.

L'analyse géochimique des isotopes stables sur le groupe des huîtres n'est pas nouvelle. La plupart des études se sont souvent focalisées sur la seule famille des ostreïdés pourtant minoritaire au Mésozoïque. Cette étude a pour but d'approfondir les connaissances sur les modalités d'enregistrement de ces signaux isotopiques chez le groupe des Gryphaeidae, réputé pour son abondance et son omniprésence au sein des coupes mésozoïques.

L'analyse isotopique d'une coquille de *Neopycnodonte cochlear* actuelle a permis d'appréhender les modalités d'enregistrement du signal et de vérifier ou non la présence d'un

effet vital chez cette Gryphaeidae. L'espèce actuelle analysée étant la descendante la plus directe des pycnodontes fossiles étudiés dans le fossile (Cénomanien et Campanien), elle constituait un référentiel privilégié pour une interprétation des signaux géochimiques des huîtres fossiles. De cette première analyse, il ressort que l'effet vital des *Neopycnodonte* influence très peu l'enregistrement des conditions isotopiques de l'eau de mer (enrichissement de 0,2‰ du $\delta^{18}\text{O}$). Ces premiers résultats demanderaient cependant à être confirmés par des études complémentaires.

Pour étudier les variations climatiques du Crétacé supérieur, une étude isotopique haute résolution fut effectuée sur les genres *Pycnodonte* et *Ceratostreon*. Chacune des stries de croissance est échantillonnée dans le but de suivre les variations des rapports isotopiques au cours de l'ontogenèse. Il est alors possible dans un premier temps d'observer une cyclicité des signaux chez ces deux genres qui est attribuable à une saisonnalité. Les reconstitutions des paléotempératures effectuées sur les coquilles cénomaniennes étudiées révèlent des températures globalement élevées et caractérisées par une forte amplitude thermique. La coquille campanienne révèle quant à elle des températures plus faibles, quasiment sans fluctuation. Ces résultats encourageant mériteraient alors d'être multipliés le long des coupes afin d'avoir une idée plus générale de l'évolution du climat au Crétacé supérieur mais également le long du profil de dépôt afin de valider ces résultats en positionnant notamment la thermocline.

Les études précédentes sur les groupes d'huîtres jusqu'alors étudiés avaient pu montrer une bonne aptitude générale à enregistrer les variations des conditions environnementales. Cette étude démontre que ces précédents résultats ne sont pas généralisables. Au-delà cette étude met en garde contre l'utilisation abusive et systématique de l'outil géochimique sans une solide étude préalable des groupes étudiés.

Références Bibliographiques

Références bibliographiques

- Anderson, T.F. et Arthur, M.A. (1983) Stable isotopes of oxygen and Carbon and their application to sedimentologic and paleoenvironmental problems. In M.A. Arthur, Anderson, T.F., Kaplan, I.R., Veizer, J., Lands, L.S., Ed. *Stable Isotope in Sedimentary Geology*, 10, p. I1-I151. Society of Economic Paleontologists and Mineralogists Short Course.
- Andreasson, F.P., Schmitz, B. et Jönsson, E. (1999) Surface-water seasonality from stable isotope Profiles of *Littorina Littorea* shells : Implication for paleoenvironmental reconstructions of coastal areas. *Palaios* (14), 273-281.
- Andrieuff, P. et Marionnaud, J.-M. (1973) Le Sénonien supérieur des falaises de Gironde. Exemple d'appui de la micropaléontologie à la cartographie-géologie. *Bulletin du Bureau de Recherches Géologique et Minière* (1), 38-44.
- Arthur, M.A., Schlager, S.O. et Jenkyns, H.C. (1987) The Cenomanian-Turonian oceanic anoxic event. II. Palaeoceanographie controls on organic-matter production and preservation. *Special Publication. Geological Society of London* (26), 371-399.
- Bates, R.L. et Jackson, J.A. (1987) Glossary of geology. 788 p. American Geological Institute, Alexandria.
- Bayle, E. (1878) Fossiles des principaux terrains :Explications de la Carte Géologique de la France, v. 4, Atlas, 158 pl.
- Berner, R.A. (1994) GEOCARB II : a revised model of atmospheric CO₂ over Phanerozoic times. *American Journal Science* (294), 56-91.
- Boucot, A.J. (1953) Life and death assemblages among fossils. *American Journal of Science* (251), 25-40.
- Braga, J.C. et Martin, J.M. (1996) Geometry of reef advance in response to relative sea-level changes in a Messinian fringing reef (Cariatiz reef, Sorbas basin, SE Spain). *Sedimentary Geology* (107), 61-81.
- Brasier, M.D. (1980) Microfossils. 193 p, London.
- Brasseur, P., Beckers, J.M., Brankart, J.M. et Schoenauen, R. (1996) Seasonal temperature and salinity fields in the Mediterranean Sea: Climatological analyses of an historical data set. *Deep-Sea Research* (43), 159-192.
- Brocchi, G.B. (1874) Conchiologia fossile subapennina con osservazioni geologiche sugli Apennini e sul suolo adiacente. 241-712 p. Stamperia Reale, Milano.
- Brody, S. (1945) Bioenergetics and growth. Reinhold, New York.
- Broecker, W.S. (1986) Oxygen isotope constraints on surface ocean temperatures. *Quaternary Research* (26), 121-134.
- Brongniart, A. (1822) Sur quelques terrains de craie hors du bassin de Paris. In G. Cuvier, Ed. *Recherches sur les ossements fossiles*, 2, p. 316-335. Dufour G. et d'Oscagne E., Paris.
- Bruguière, J.C. (1791-1792) Tableau encyclopédique et méthodique des trois règnes de la nature contenant l'helminthologie, ou le vers infusoires, les vers intestins, les vers mollusques, etc... Panckouke, Paris.
- Cadée, G.C. (1982) Population dynamics in brachiopods. *Lethaia* (15), 65-66.
- Carter, R.M. (1967) On the biology of some predator of bivalved mollusca. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 4, 29-65.
- Carter, R.M. (1968) Functional studies on the cretaceous oyster *Arctostrea*. *Palaeontology*, 11 (3), 458-485.

- Caspers, H. (1950) Die Lebensgemeinschaft der Helgoländer Austernbank : Biol. Anst. Helgoland, Helgoländer Wiss. Meeresunters. List (Sylt). , 3, 119-169.
- Castro-Coppa, M.G. (1972) Osservazioni su *Pycnodonta hyotis* (Linné) del Tirreniano di Taranto. *Bollettino. Società Naturalisti di Napoli* (81), 207-224.
- Cataliotti-Vadina, J. (1984) Addition à la faune malacologique du Tyrrhénien. *Geobios* (4), 501-505.
- Chéreau, A., Grunisen, P., Montenat, C. et Soudet, H.J. (1997) Un modèle de plate-forme carbonatée à Rudistes. Le Cénomanien moyen d' Oléron (France). *Bulletin du centre de recherche et de production d'Elf-Aquitaine*, 21 (1), 1-29.
- Christou, E.D. (1998) Interannual variability of copepods in a Mediterranean coastal area (Saronikos Gulf, Aegean Sea). *Journal of Marine Systems* (15), 523-532.
- Clari, P.A., Dela Pierre, F. et Martire, L. (1995) Discontinuities in carbonate successions: identifications, interpretation and classification of some Italian exemple. *Sedimentary Geology* (100), 97-121.
- Clark , G.R.I. (1974) Growth lines in invertebrate skeletons. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences*, 2, 77-99.
- Conesa, G. (1997) Géométrie et biosédimentologie d'une plate-forme carbonatée Messinienne (bassin de Sorbas, sud-est de l'Espagne). Thèse, Université Aix-Marseille I.
- Coquand, H. (1862) Géologie et paléontologie de la région sud de la province de Constantine. 343 p, Marseille.
- Coquand, H. (1869) Monographie du genre *Ostrea*. Terrains crétacé, 213 p., H. Seren Marseille. Atlas, J.B. Baillière, Paris, 75 pl.
- Cosman, M., et Peyrot, A. (1914) Conchologie néogénique de l'Aquitaine, suite. *Société Linéenne de Bordeaux*, 67-68, 5-210.
- Couffon, O. (1936) La période Crétacé en Anjou. *revue d'hydro-géologie Angevine*, 1-128.
- Courville, P. et Collin, P.Y. (2002) Taphonomic sequences - A new tool for sequence stratigraphy. *geology*, 30, 511-514.
- Craig, H. (1965) The measurement of oxygen isotope palaeotemperatures. In E. Tongiorgi, Ed. *Stable Isotope in Oceanographic Studies and Paleotemperatures*, p. 161-182. Consiglio Nazionale delle Ricerche, laboratorio di Geologia Nucleare, Pisa.
- Craig, H. et Gordon, L.I. (1965) Deuterium and oxygen-18 variations in the ocean and the marine atmosphere. In E. Tongiorgi, Ed. *Stable Isotopes in Oceanographic Studies and Paleotemperatures*, p. 9-130. Spoleto, Pisa.
- Cummins, J., Powell, E.N., Stanton, R.J. et Staff, G. (1986) The size-frequency distribution in palaeoecology : effects of taphonomic processes during formation of molluscan death assemblages in Texas bays. *Palaeontology*, 29 (3), 495-518.
- Deshaye, G.-P. (1933) Description des coquilles fossiles des environs de Paris, Vol. 2, p. 291-426, Paris.
- Dhondt, A.V. (1984) The unusual cenomanian oyster *Pycnodonte biauriculatum*. *Geobios* (8), 53-61.
- Dhondt, A.V. (1985) Late Cretaceous Bivalves from the A10 Exposures in Northern Aquitain. *Cretaceous Research* (6), 33-74.
- Dietl, G.P. (2002) Traces of Naticid Predation on the Gryphaeid Oyster *Pycnodonte dissimularis*: Epifaunal Drilling of Prey in the Paleocene. *Historical Biology* (1), 13-19.
- Dommergue, J.L., David, B., et Marchand, D. (1986) Les relations ontogénèse-phylogénèse : Applications paléontologiques. *Geobios* (3), 335-356.
- Douvillé , H. (1910) Observations sur les Ostréidés, origine et classification. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 10 (4), 634-645.

- Dronker, H. et Pagnier, H. (1977) Introduction to the Mio/Pliocene of the Sorbas basin. *Field trip book of the messinian seminar n°3 (Malaga-Alicante 1977), Field trip 2, Sorbas. IGCP 96/Univ.Malaga and Granada* (3), 54-63.
- Dujardin, F. (1837) Mémoire sur les couches du sol en Touraine et description des coquilles de la craie et des faluns. *Mémoires. Société Géologique de France* (9), 211-311.
- Dumanois. (1982) Les Huîtres des Marnes à *Ostrea acuminata* et leur signification (Bajotien supérieur de Bourgogne, France). Thèse, Université de Dijon.
- Duplessy, J.C., Shackleton, N.J., Fairbanks, R.G., Labeyrie, L., Oppo, D. et Kallel, N. (1988) Deepwater source variations during the last climatic cycle and their impact on the global deepwater circulation. *Paleoceanography* (3), 343-360.
- Epstein, S., Buchsbaum, R., Lowenstam, H. et Urey, H.C. (1953) Revised carbone isotopic temperature scale. *Geological Society of America Bulletin* (64), 1315-1326.
- Esteban, M. (1979) significance of the Upper Miocene coral reefs of the Western Mediterranean. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (29), 169-188.
- Favre, J. (1916) Catalogue illustré de la collection Lamarck. Chonchifères monomyaires fossiles. 56 pl. p, Bâle et Lyon.
- Favre-Taxy, S. et Revest, E. (1968) Contribution à l'étude de *Exogyra plicifera* (Dujardin) du Santonien supérieur. *Annales de la Faculté des Sciences de Marseille* (40), 129-134.
- Fisher, J.-C. (1980) Fossiles de France et des régions limitrophes. Guide Géologiques régionaux. 444 p. Masson, Paris.
- Fisher de Waldheim, G. (1829) Sur quelques fossiles des corps organisés. *Soc. Imp. nat. Moscou, Bull.*, 1, 27-32.
- Fisher de Waldheim, G. (1835) Lettre à M. le Baron de Férussac sur quelques genres de coquilles du Muséum Demidoff et en particulier sur quelques fossiles de la Crimée. *Same, Bull.* (8), 101-119.
- Fontanne. (1879-1882) Famille VII -Ostreidae, Forbes et Hanley. *Les Mollusques pliocènes de la vallée du Rhone et du Roussillon. Acéphalés des formations marines et saumâtres*, 2, p. 219-235, Lyon-Paris.
- Frakes, L.A. (1979) The Cretaceous Period. In E.S.P. Company, Ed. *Climates throughout geologic times*, p. 168-178, Amsterdam.
- Frakes, L.A., Probst, J.-L. et Ludwig, W. (1994) Latitudinal distribution of paleotemperature on land and sea from early Cretaceous to middle Miocene. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris, serie II*, 318, 1209-1218.
- Freneix, S. (1972) Les mollusques bivalves du Bassin côtier de Tarfaya (Maroc méridional). *Notes et Mémoires du Service Géologique du Maroc, Rabat* (228), 49-255.
- Freneix, S. (1974) Contribution à l'étude stratigraphique, structurale et faunistique (microfaunes et bivalves) du bassin miocène de Lalla Kouba (Algérie). *Annales de Paléontologie* (60), 43-95.
- Freneix, S. (1975) Au sujet du phylum *Neopycnodonte navicularis*-*Neopycnodonte cochlear*. *VIIth Congrès Regional of Commity Mediterranean Neogene Stratigraphy. Bratislava, 1975*, 443-449.
- Freneix, S. et Viaud, J.-M. (1986) Huîtres du Crétacé supérieur du Bassin de Challans-Commequiers (Vendée). Biostratigraphie, taxinomie, paléobiologie. *Bulletin trimestriel de la Société Géologique de Normandie et Amis du Muséum du Havre*, 73 (fasc.1 et 2), 13-79.
- Freneix, S., Saint-Martin, J.-P. et Moissette, P. (1988) Huître du Messinien d'Oranie (Algérie occidentale) et Paléobiologie de l'ensemble de la faune de Bivalves. *Bulletin du Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris*, 10 (1), 1-21.
- Friedman, I. et O'Neil, J.R. (1977) Data of geochemistry, compilation of stable isotope fractionation factors of geochemical interest. 18 p, *Washington*.

- Friligos, N. (1985) Compensation effect of phytoplankton on nutrient from sewage outfall in summer. *Hydrobiologia* (1), 53-58.
- Fürsich, F.T. (1975) Trace fossil as environmental indicators in the Corallian of England and Normandy. *Lethaia* (8), 151-172.
- Fürsich, F.T. et Oschman, W. (1986) Storm beds of *Nanogyra virgula* in the Upper Jurassic of France. *Neues Jahrb. Geol. Paläontol. Abh.* (172), 141-161.
- Fürsich, F.T. et Aberhan, M. (1991) Significance of time-averaging for paleocommunity analysis. *Lethaia*, 23, 143-152.
- Gallucci, V.F. et Quinn, T.J. (1979) Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model. *Transactions American Fisheries Society* (108), 14-25.
- Galtsoff, P.S. (1964) The American Oyster *Crassostrea* (Gmelin). *U.S. Fish. Wildl. Serv. Fish. Bull.*, 1-180.
- Gautier, F., Clauzon, G., Suc, J.P., Cravatte, J. et Violati, D. (1994) Age et durée de la crise de salinité messinienne. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* (318), 1103-1109.
- Geary, D.H., Brieske, T.A. et Bemis, B.E. (1992) The influence and interaction, salinity, and upwelling on the stable isotopic profiles of stromid gastropod shell. *Palaios*, 7, 77-85.
- Glibert, M. et Van de Poel, L. (1965) Les bivalves fossiles du Cénozoïque étranger de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. 105 p. Mém. Inst. R. Sci. Nat. Belg. II.
- Goldfuss, G.A. (1833-1840) Petrefacta Germaniae tam ea, quae in museo universitatis regiae Borussicae Fridericiae Wilhemiae Rhenanae servantur quam alia quaecunque in museis Hoeninghusiano Muensteriano aliisque extant, iconibus et descriptionibus illustrata. Abbildungen und Beschreibungen der Petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder unter Mitwirkung des Herrn Grafen Georg zu Münster. 312 p. Arnz et Co., Düsseldorf.
- Gompertz, B. (1825) On the nature of the function expressive of the law of human mortality and a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions. Royal Society of London* (115), 513-585.
- Goubert, E. (2001) Foraminiferal record of environmental changes : Messinian of Los Yesos Area (Sorbas basin, SE Spain). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (175), 61-78.
- Gründel, J. (1982) Ostreen (Bivalvia) aus der Sächsischen Oberkreide. *Abhandl. Staatl. Mus. Miner. Geol. Dresden* (31), 151bis-161.
- Gulbransen, N.e. (1939) Variations in the relative abundance of the carbon isotopes. *Journal. American Chemical Society* (61), 697-698.
- Hallam, A. (1959) On the supposed evolution of *gryphaea* in the lias. *Geology Magazine*, 96, 99-108.
- Hallam, A. (1967) The interpretation of size-frequency distributions in molluscan death assemblages. *Palaeontology*, 10 (1), 25-42.
- Hallam, A. (1972) Models involving population dynamics. In T.J.M. Schops, Ed. *Models in paleobiology*, p. 62-80. Freeman, Cooper et co, San Francisco.
- Hardenbol, J., Thierry, J., Farley, M.B., Jacquin, T., de Graciansky, P.-C. et Vail, R.P. (1997) Mesozoic and Cenozoic Sequence Chronostratigraphic framework of European Basins. In P.-C. de Graciansky, Hardenbol, J., Jacquin, T. et Vail, P.R., Ed. *Mesozoic and Cenozoic Sequence Stratigraphy of European Basins*. SEPM Special publication 60.
- Harry, H.W. (1985) Synopsis of the supraspecific classification of living oysters (bivalvia: *Gryphaeidae* and *Ostreidae*). *The Veliger*, 28 (2), 121-158.
- Hemming, N.G. et Hanson, G.N. (1992) Boron isotopic composition and concentration in modern marine carbonates. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (55), 537.

- Hickson, J.A., Johnson, A.L.A., Heaton, T.H.E. et Balson, P.S. (1999) The shell of the queen Scallop *Aequipecten opercularis* (L.) as a promising tool for palaeoenvironmental reconstruction: evidence and reasons for equilibrium stable-isotope incorporation. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (154), 325-337.
- Hillaire-Marcel, G. (1992) Géochimie isotopique des milieux naturels : le fractionnement des isotopes légers. 54 p.
- Hocquet, S. (1995) Enregistrement morphologique et chimique des paramètres du milieu dans la coquille de *Crassostrea gigas* Thunberg. Modèle actuel en milieu naturel et expérimental. DEA "Paleontologie, Dynamique Sédimentaire et Chronologie", Université de Dijon. 50p. (inédit).
- Hong, W., Keppens, E., Nielsen, P. et van Riet, A. (1995) Oxygen and carbon isotope study of the Holocene oyster reefs and pleoenviromental reconstruction on the northwest coast of Bohai Bay, China. *Marine Geology*, 124 (1-4), 289-302.
- Jablonsky, D. et Lutz, R.A. (1980) Molluscan larval shell morphology. Ecological and Paleontological applications. In D.C. Rhoads et R.A. Lutz, Eds. *Skeletal growth of aquatic organisms*, p. 323-377, New York and London.
- Janssen, A.W. (1984) Mollusken uit het Mioceen van winterswijk Miste: Een Inventarisatie. *Ned. natur. verenging*, 615.
- Jenkins, H.C., Gale, A.S. et Corfield, R.M. (1994) Carbon- and oxygen-isotope stratigraphy of the English Chalk and Italian Scaglian and its palaeoclimatic significance. *Geological Magazine* (1), 1-34.
- Jenkyns, H.C. (1971) The genesis of condensed sequences in the tethyan Jurassic. *Lethaia*, 327-352.
- Jimenez, A.P., Braga, J.C. et Martin, J.M. (1991) Oyster distribution in the Upper Tortonian of the Almanzora corridor (Almeria, S.E. Spain). *Geobios*, 24 (6), 725-734.
- Jones, D.S., Quitmer, I.R., Arnold, W.S. et Marelli, D.C. (1990) Annual shell banding age and growth rate of hard clams (*Mercenaria* sp.) from Florida. *Journal of Shellfish Research* (9), 215-225.
- Jones, D.S. et Gould, S.J. (1999) Direct measurement of age in fossil *Gryphaea*: the solution to a classic problem in heterochrony. *Paleobiology*, 25 (2), 158-187.
- Jourdy, E. (1924) Histoire Naturelle des exogyres. *Annales de Paléontologie* (fasc. 1 et 2), 1-104.
- Juignet, P. (1968) Faciès littoraux du Cénomaniens des environs du Mans (Sarthe). *Bulletin du B.R.G.M. (deuxième série)*, section 4 (4), 5-20.
- Juignet, P., Kennedy, W.J. et Wright, C.W. (1973) La limite cénomaniens-Turonien dans la région du Mans (Sarthe): stratigraphie et paléontologie. *Annales de Paléontologie, invertébrés*, 59 (2), 209-242.
- Kaufman, A.J., Jacobsen, S.B. et Knoll, A.H. (1993) The Vendian record of Sr and C isotopic variations in seawater: Implications for tectonics and paleoclimate. *Earth and Planetary Science Letter* (120), 409-430.
- Kaufmann, K.W. (1981) Fitting and using growth curves. *Oecologia* (49), 293-299.
- Kennedy, W.J., Juignet, P. et Hancock, J.M. (1981) Upper Cenomanian ammonites from Anjou and The Vendée, Western France. *Palaeontology*, 24 (1), 25-84.
- Kidwell, S.M. (1985) Sedimentary dynamics of complex shell beds: implications for ecologic and evolutionary pattern. In U.B.A. Seilacher, Ed. *Sedimentary and Evolutionary Cycles*, p. 382-395. Springer Verlag, Berlin.
- Kidwell, S.M. (1986) Models for fossil concentrations: paleobiologic implications. *Paleobiology*, 12 (1), 6-24.

- Kidwell, S.M. et Bosence, D.W.J. (1991) Taphonomy and Time-Averaging of Marine Shelly Faunas. In P.A. Allison, and Briggs, Eds. "*Topics in Geobiology*", p. 115-209. Plenum Press, New York.
- Kidwell, S.M. (1997) Time-averaging in the marine Fossil record : overview of the strategies and uncertainties. *Geobios*, 30 (7), 977-995.
- Kidwell, S.M., Rothfus, T.A. et Best, M.M.R. (2001) Sensitivity of Taphonomic signatures to sample size, sieve size, damage scoring system, and target taxa. *Palaaios*, 16, 26-52.
- Kilian, W., 1889. Mission d' Andalousie. *Mem. Ac. Soc.*, 30, 1-582.
- Kirby, M.X., Soniat, T.M. et Spero, H.J. (1998) Stable isotope sclerochronology of Pleistocene Recent oyster shell (*Crassostrea virginica*). *Palaaios*, 13, 560-569.
- Kirby, M.X. (2000) Paleoecological differences between Tertiary and Quaternary *Crassostrea* oysters, as revealed by Stable isotope sclerochronology. *Palaaios* (15), 40.
- Kirby, M.X. (2001) Difference in growth rate and environment between Tertiary and Quaternary *Crassostrea* oyster. *Paleobiology*, 27 (1), 84-103.
- Koehler, R. (1921) Faune de France. 1. Echinodermes. 212 p. Le-chevalier, Paris.
- Kondo, Y., Abbot, S.T., Kitamura, A., Kamp, P.J.J., Naish, T.R., Kamataki, T. et Saul, G.S. (1998) The relationship between shellbed type and sequence architecture: exemple from Japan and New Zealand. *Sedimentary Geology* (122), 109-127.
- Kuss, J. et Malchus, N. (1989) Facies and composite biostratigraphy of Late Cretaceous strata from Northern Egypt. In J. Wiedmann, Ed. *Cretaceous of the Western Tethys, Proceed. of the 3rd International Cretaceous Symposium Tübingen*, p. 879-910, Stuttgart.
- Labeyrie, L.D., Duplessy, J.-C. et Blanc, P.L. (1987) Variations in mode of formation and temperature of oceanic deep waters over the past 125,000 years. *Nature* (327), 477-482.
- Lacour, D. (1999) Evolution de la biodiversité des échinides et des bivalves méditerranéens du Miocène à l'Actuel: application au Messinien du Bassin de Sorbas (SE Espagne), Dijon, Lyon I, Aix-Marseille, Toulouse III.
- Lacour, D. et Néraudeau, D. (2000) Evolution de la diversité des *Brissopsis* (Echinoida, Spatangoida) en Méditerranée depuis la "crise messinienne": application paléocéologique aux *B. Lyrifera* intragypses de Sorbas (SE Espagne). *Geodiversitas*, 22 (4), 509-523.
- Lacour, D., Lauriat-Rage, A., Saint Martin, J.-P., Videt, B., Néraudeau, D., Goubert, E. et Bongrain, M. (2002) Les associations de bivalves (Mollusca, Bivalvia) du Messinien du Bassin de Sorbas (SE Espagne). *Geodiversitas* (3), 641-658.
- Lamarck, J.B.d. (1801) Système des animaux sans vertèbres, ou table général des classes, des ordres et des genres de ces animaux. Les Mollusques. 432 p, Paris.
- Lamarck, J.B.d. (1806) Sur les fossiles des environs de Paris. *Annales du Muséum d'Histoire Naturel de Paris*, 1-8, 156-166.
- Lamarck, J.B.d. (1819) Histoire naturelle des animaux sans vertèbres, présentant les caractères généraux et particulier de ces animaux, leur distribution, leur classes, leur familles, leurs genres, et la citation es principales espèces qui s'y rapportent; etc. 343 p, Paris.
- Langlet, D. (2002) Enregistrement haute fréquence des conditions environnementales par les tests des bivalves. Application des techniques de marquage, de cathodoluminescence, et chimie à l'huître *Crassostrea gigas* de l'étang de Thau (Hérault, France). Thèse, Université Pierre et Marie Curie, Paris.
- Laurain, Michel. (1971) Aperçu sur l'écologie des *Ostrea* et *Crassostrea*. Application aux huîtres de faluns du Miocène de la Loire. Thèse de 3eme cycle, Université de Paris, Faculté des Sciences d'Orsay.
- Laurain, M. (1980) *Crassostrea gryphoides* et *C.gingensis* (Schlotheim, 1813). deux expressions morphologiques d'une même espèces (Miocène, *Bivalvia*). *Geobios* (1), 21-43.

- Laurain, M. (1984) Structure et évolution spatio-temporelle d'une population de *Crassostrea gryphoides* (Schlotheim): le crassat langhien de la carrière du Mas Cambelliès à Loupian (Hérault). *Géologie Méditerranéenne*, t. XI (4), 295-301.
- Lawrence, D.R. (1995) Diagnosis of of the genus *Crassostrea* (Bivalvia, Ostreidae). *Malacologia* (36), 185-202.
- Lea, D.W., Spero, H.J., Bijma, J. et Archer, D. (1996) Implications of a carbonate ion effects on shell carbon and oxygen isotopes for glacial ocean conditions. *EOS*, 77 (F334).
- Lecointre, G. (1952) Recherche sur le Néogène et le Quaternaire marins de la côte atlantique du maroc. *Mémoire du Service géologique du Maroc* (99), 25-40.
- Lefranc, J.-P. (1983) Etude de l'huître du cénomanien Mésogéen *Exogyra* (*Costagyra*) *Oliponensis* Sharpe. 108^e Congrès national des Sociétés savantes, Grenoble, 1 (2), 59-70.
- Levington, J.S. et Bambach, R.K. (1970) Some ecological aspects of bivalves mortality patterns. *American Journal of Science* (268), 97-112.
- Leymerie, A. (1881) Description géologique et paléontologique des Pyrénées de la Haute-Garonne. 1010 p, Toulouse.
- Linné, C.A. (1758) Systema natura per regna tria naturae. Regnum animale, Stockholm.
- Linné, C. (1767) Systema Naturae. Regnum Animale. 533-1327 p.
- Louail, J. (1984) La Transgression crétacée au Sud du Massif armoricain. Céno-manien de L'Anjou et du Poitou, Crétacé supérieur de Vendée. Etude stratigraphique, sédimentologique et minéralogique. 333p p. Mémoires Société Géologique et Minérale de Bretagne, Rennes.
- Lund, E.J. (1957) Self-silting, survival of the oyster as a closed system, and reducing tendencies of the environment of the oyster. *Pub. Inst. Mar. Sci. Univ. Texas* (2), 313-319.
- Malatesta, A. (1974) Malacofauna Pliocenica Umbra; Memorie per Servire alla Descrizione della Carta Geologica D'Italia Vol XIII, Rome.
- Malchus, N. (1990) Revision der Kreide-Austern (Bivalvia: Pteriomorpha) Ägyptens (Biostratigraphie, Systematik). *Berliner Geowissenschaftliche abhandlungen*, 1-231.
- Malchus, N., Dhondt, A.V., and Tröger, K.A. (1994) Upper cretaceous bivalves from the glauconie de Lonzée near Gembloux (SE Belgium). *Bulletin de l'Institut Royal des sciences naturelles de Belgique*, 64, 109-149.
- Marshall, J.D., Pirrie, D., Clarke, A., Nolan, C. et Sharman, J. (1996) Stable-isotopic composition of skeletal carbonates from living Antarctic marine invertebrates. *Lethaia* (29), 203-212.
- Matheron, P. (1843) Catalogue méthodique et descriptif des Bouches-du-Rhône. 269 p, Marseille.
- Maury, C.J. (1937) O Cretaceo de Sergipe, Monographia. *Serviço Geológico e Mineralógico do Brasil* (11), 1-263.
- McConnaughey, T. (1988) ¹³C and ¹⁸O isotopic disequilibrium in biological carbonates: I. Patterns. *Geochimica et Cosmochimica Acta* (53), 151-162.
- McNamara, K.J. (1982) Heterochrony and phylogenetic trends. *Paleobiology* (2), 130-142.
- Michener, R.H. et Shell, D.M. (1994) Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In K.L.a.R.H. Michener, Ed. *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Studies*, p. 138-157. Blackwell Scientific Publications.
- Moreau, P. (1993) La transgression céno-manienne sur la marge septentrionale du bassin de l'aquitaine (Charentes). Flanc Nord du synclinal de Saintes et de l' Angoumois. Modalité d'une invasion marine. Vol. I, II, III. Thèse d'Etat, Université de Poitiers.

- Neumann, M. (1963) Contribution à l'étude stratigraphique et micropaléontologique de l'Ile Madame (Charente-Maritime). Cénomanién inférieur. *Revue de Micropaléontologie*, 5 (4), 235-250.
- Neumann, M., Platel, J.-P., Andrieff, P., Bellier, J.-P., Damotte, R., Lambert, B., Masure, E. et Monciardini, C. (1983) Le Campanien stratotypique : étude lithologique et micropaléontologique. *Géologie méditerranéenne* (3), 41-57.
- Neumann, M. et Odin, G.S. (2001) Le stratotype historique du Campanien, définition, élément de corrélation. In G.S. Odin, Ed. *The Campanian-Maastrichtien Boundary*, p. 677-710.
- Néraudeau, D. et Moreau, P. (1989) Paléoécologie et Paléobiologie des faunes d'échinides du Cénomanién nord-aquitain (Charente-Maritime, France). *Geobios* (22), 293-324.
- Néraudeau, D. (1991) Lateral variation of size-frequency distribution in a fossil echinoid community and their palaeoecological significance. *Lethaia* (24), 299-309.
- Néraudeau, D. et Breton, G. (1993) Astérides du Cénomanién de Charente-Maritime (SW France). *Geobios*, 26 (1), 105-120.
- Néraudeau, D., Thierry, J. et Moreau, P. (1997) Variation in équinoid biodiversity during the Cenomanian-early Turonian transgressive episode in Charentes (France). *Bulletin de la Société Géologique de France*, t. 168 (1), 51-61.
- Néraudeau, D. et Villier, L. (1997) Enregistrement des fluctuations environnementales par les échinides irréguliers de la craie campanienne de Charente-Maritime. *Annales de la Société Géologique du Nord*, 5 (2), 175-179.
- Néraudeau, D. et Vilier, I. (1997) Enregistrement des fluctuations environnementales par les échinides irrégulier de la craie campanienne de Charente-Maritime. .
- Néraudeau, D., Roman, J. et Borghi, E.J.M. (1999) Impact of the Messinian crisis on the Mediterranean fauna. In D. Candia Carnevali, and F. Bonasoro, Eds. *Echinoderm Research*, p. 355-360, Rotterdam.
- Néraudeau, D., Goubert, E., Lacour, D. et Rouchy, J.M. (2001) Changing diversity of Mediterranean irregular echinoids from the Messinian to the Present-Day. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (1-4), 43-60.
- Néraudeau, D., Perrichot, V., Dejax, J., Masure, E., Nel, A., Philippe, M., Moreau, P., Guillocheau, F. et Guyot, T. (2002) Un nouveau gisement à ambre insectifère et à végétaux (Albien terminal probable) : Archingeay (Charente-Maritime, France). *Geobios* (35), 233-240.
- Néraudeau, D., Videt, B., Courville, P., Goubert, E. et Rouchy, J.-M. (2002) Corrélation des niveaux fossilifères marins interstratifiés dans les gypses messinien, entre la carrière de Los Yesos et la carrière de Molinos de Aguas (bassin de Sorbas, SE Espagne). *Geodiversitas* (3), 659-668.
- Néraudeau, D., Allain, R., Perrichot, V., Videt, B., De Broin, F., Guillocheau, F., Philippe, M., Rage, J.-C. et Vullo, R. (2003) Découverte d'un dépôt paralique à bois fossiles, ambre insectifère et restes d'Iguanodontidae (Dinosauria, Ornithopoda) dans le Cénomanién inférieur de Fouras (Charente-Maritime, sud-ouest de la France). *Comptes Rendus Palévol* (2), 221-230.
- Néraudeau, D. (1995) Diversité des échinides fossiles et reconstitutions paléoenvironnementales. *Geobios* (3), 293-324.
- Nilsson, S. (1827) *Petrifica sueca formationis cretacea*. 39 p. Londini Gothorum.
- Nori, L. et Lathuilière, B. (2003) Form and environment of *Gryphaea arcuata*. *Lethaia*, 36, 83-96.
- Orbigny, A.d. (1842) Paléontologie française, Terrains Crétacé, lamellibranches. , 698-700.

- Orbigny. (1844-1848) Paléontologie française. Description des Mollusques et Rayonnés fossiles de France. Terrain crétacés. Lamellibranches, famille Ostracidae. 691-755, pl. 465-488 p, Paris.
- Ott d'Estevou, P. et Montenat, C. (1990) Le bassin de Sorbas-Tabernas. *Les bassins Néogènes du domaine Betique oriental (Espagne). Tectonique et sédimentation dans un couloir de décrochement. Première partie: étude régionale*, 12-13, p. 101-128. Document et Travaux. Institut Géologique Albert-de-Lapparent, Doc. et Trav. IGAL.
- Owen, R., Kennedy, H.A. et Richardson, C.A. (1992) Isotopic partitioning between scallop shell calcite and seawater: effect of shell growth rate. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 66, 1727-1737.
- Pannella, G. et MacClintok, C. (1968) Biological and environmental rhythms reflected in molluscan shell growth. *Journal of paleontology*, 42 (5), 64-80.
- Pervinquière, L. (1912) Etude de la paléontologie tunisienne, II, Gastropodes et lamellibranches des terrains crétacés. In L. Cie, Ed. *Carte géologique de la Tunisie*, p. 352, Paris.
- Pérès, J.M. et Picard, J. (1964) Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Bulletin de Recherche de la Station Maritime d'Endoume*, 31 (47), 137.
- Philip, J., Babinot, J.F., Tronchetti, G., Fourcade, E., Azema, J., Guiraud, R., Bellion, Y., Ricou, L.E., Vrielynck, B., Boulín, L., Cornée, J.J. et Herbin, J.P. (1993) Late Cenomanian palaeoenvironments (94 to 92 Ma). In R.L.E.a.V.B. Dercourt J., Ed. *Atlas Tethys Paleoenvironmental Maps*, Rueil-Malmaison.
- Philip, J. (1972) Paléoécologie des formations à rudistes du Crétacé supérieur - L'exemple du Sud-Est de la France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 12, 205-222.
- Pierre, C., Vangriesheim, A. et Laube-Lenfant, E. (1994) Variability of water masses and of organic production-regeneration system as related to eutrophic, mesotrophic and oligotrophic conditions in the northeast Atlantic ocean. *Journal of Marine Sytème* (5), 159-170.
- Pierre, C. (1999) The oxygen et isotope distribution in the mediterranean water masses. *Marine Geology* (153), 41-55.
- Platel, J.-P. (1989) Le Crétacé supérieur de la plate-forme septentrionale du Bassin d'Aquitaine. Stratigraphie et évolution géodynamique. Document du Bur. Rech. Géol.Min., Edit., Orléans. Thèse Doct. Etat, Univ. Bordeaux.
- Platel, J.-P., Philip, J., Bourdillon -de Grissac, C., Babinot, J.-F., Roger, J. et Mercadier, C. (1994) Modalité sur la transgression campanienne sur le massif du Haushi-Huqf (Oman). stratigraphie, contexte géodynamique et paléoenvironnements. *Bulletin de la Société Géologique de France*, 165 (2), 147-161.
- Platel, J.-P. (1996) Sratigraphie, sédimentologie et évolution géodynamique de la plate-forme carbonatée du Crétacé supérieur du nord du bassin d'Aquitaine. *Géologie de la France* (4), 33-58.
- Poli, J.X. (1791-1827) Testacea utriusque Siliciae eorumque historia et anatomie tabulis aeneis illustrata. Parme, Italie.
- Poulos, S.E., Drakopoulos, P.G. et Collins, M.B. (1997) Seasonal variability in sea surface oceanographic conditions in the Aegean Sea (Eastern Mediterranean): an overview. *Journal of Marine Systems*, 13 (1-4), 225-244.
- Price, G.D. et Hart, M.B. (2002) Isotopic evidence for Early to mid-Cretaceous ocean temperature variability. *Marine Micropaleontology* (46), 45-58.
- Prouho, H. (1888) recherche sur les Dorocidaris papillata et quelques autres échinides de la Méditerranée. Thèse, Faculté des Sciences de Paris.
- Ranson, G. (1943) Note sur la classification des Ostréidés. *Bulletin de la Société géologique de France*, 12 (5), 161-164.

- Ranson, G. (1948) Prodissoconque et classification des ostréidés vivants. *Musée Royal d'histoire Naturel de Belgique*, 24, 1-12.
- Ranson, G. (1960) Les prodissoconque (coquilles larvaires) des ostréidés vivants. *Same*, 57, 1-41.
- Ranson, G. (1967) Les espèces d'huîtres vivant actuellement dans le monde définies par leurs coquilles larvaires ou prodissoconque. Etude des collections de quelques un des grands Musées d'Histoire Naturelle. *Revue des Travaux de l'Institut (Scientifique et Technique) de Pêche maritime*, 31 (2), 127-199.
- Raulin, V. et Delbos, J. (1855) Extrait d'une monographie des ostrea des terrains Tertiaires de l'Aquitaine. *Bulletin de la Société géologique de France*, 12, 1144-1164.
- Rayner, D.H. (1958) The geological environment of fossil fishes. In W. T.S., Ed. *Studies on fossil Vertebrates*, p. 129-156. Athlone, London.
- Reading, H.G. (1986) *Sedimentary Environments: Processes, Facies and Stratigraphy*. 688 p. Blackwell Science Ltd.
- Richards, F.J. (1959) A flexible growth function for empirical use. *Journal of experimental Botanic*, 10, 290-300.
- Robba, E. (1968) Molluschi des Tortoniano-tipo (Piemonte). *Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia* (74), 457-646.
- Romanek, C.S., Grossman, E.L. et Morse, J.W. (1992) Carbon isotopic fractionation in synthetic aragonite and calcite: effects of temperature and precipitation rate. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 419-430.
- Rossi-Ronchetti, G. (1955) I tipi della "Conchiologia fossile subapennina" di G. Brocchi. *Riv. ital. Paleont. Stratigr.* (1-2), 1-359.
- Rouchy, J.-M. et Freneix, S. (1979) Sur quelques gisements messiniens de bivalves (formations de des tripolis d'Algérie et du Maroc). Significations paleo-geographiques. *Ibid.*
- Ruegg, G.H.J. (1964) *Geologische onderzoekingen in het bekken van Sorbas, SE Spanje*. Thèse, Amsterdam.
- Sacco, F. (1897) I Molluschi dei terrini terziari del Piemonte e della Liguria. Clausen, Torino.
- Saint-Martin, J.-P., Néraudeau, D., Lauriat-Rage, A., Goubert, E., Secrétan, S., Babinot, J.-F., Boukli-Hacene, S., Pouyet, S., Lacour, D., Pestrea, S. et Conesa, G. (2000) La faune interstratifiée dans les gypses messiniens de Los Yesos (Bassin de Sorbas, SE Espagne): implications. *Geobios*, 33 (5), 637-649.
- Sambol, M. et Finks, R.M. (1977) Natural selection in a Cretaceous oyster. *Paleobiology*, 3, 1-16.
- Sanyal, A., Hemming, N.G., Hanson, G.N. et Broecker, W.S. (1995) Evidence for a higher pH in the glacial ocean from boron isotopes in foraminifera. *Nature*, 234-236.
- Saulnier, H. (2003) Apport des foraminifères par rapport à la macrofaune lors de reconstitutions paléoenvironnementales : Application à une plateforme carbonatée messinienne du bassin de Sorbas (Andalousie). DEA "Paleontologie, Phylogénie et Paleobiologie", Université de Rennes I. 30p. (inédit).
- Say, T. (1820) Observation on some species of zoophytes, shells etc. principally fossil. *American Journal of Sciences*, 2 (34-35).
- Schein, E., Roux, M., Barbin, V., Chiesi, F., Renard, M. et Rio, M. (1991) Enregistrement des paramètres écologiques par la coquille des bivalves: approche pluridisciplinaire. *Bulletin de la Société géologique de France* (4), 687-698.
- Schlothheim, E.F.v. (1813) Beiträge zur Naturgeschichte der Versteinerungen in geognostischer Hinsicht. In C.C.Leonhard, Ed. *Taschenbuch gesammte Mineralogie*, p. 3-134.

- Schöne, B.R., Lega, J., Flessa, K.W., Goodwin, D.H. et Dettman, D.L. (2002) Reconstructing daily temperatures from growth rates of the intertidal bivalve mollusk *Chione cortezi* (northern Gulf of California, Mexico). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (2862), 1-16.
- Seeling, J. et Bengtson, P. (1999) Cenomanian oysters from the Sergipe Basin, Brazil. *Cretaceous Research*, 20, 747-765.
- Seilacher, A. (1981) Towards an evolutionary stratigraphy. Concepts and Methods in Paleontology. *Acta Geologica Hispanica* (16), 39-44.
- Serres, M.d. (1843) Observation sur les grandes huîtres fossiles des terrains tertiaires des bords de la Méditerranée. *Annales des Sciences Naturelles Zoologique* (19), 143-168.
- Shackleton, N.J. et Opdyke, N.D. (1973) Oxygen isotope and palaeomagnetic stratigraphy of equatorial Pacific core V28-238: Oxygen isotope temperatures and ice volumes on a 10 sup 5 year and 10 sup 6 year scale. *Quaternary Research* (3), 39-55.
- Shackleton, N.J. (1977) Carbon-13 in Uvigerina: tropical rainforest history and the equatorial Pacific carbonate dissolution cycles. In N.R.M. Andersen, A., Ed. *The Fate of Fossil Fuel CO sub 2 in the Oceans*, p. 401-427. Plenum Press, New York.
- Shackleton, N.J. et Kennet, J.P. (1975) Palaeotemperature history of the Cenozoic and the initiation of Antarctic glaciation - Oxygen isotope analyses in DSDP sites 277, 279 and 281. *Init. Rep. DSDP* (29), 743-745.
- Smith, A.B. (1984) Echinoïd Paleobiology. *Special topics in palaeontology* (1), 1-190.
- Sobetsky, V.A. (1977) Mollusques Bivalves du Crétacé supérieur de la plate-forme marine du Sud-Ouest d'U.R.S.S. 255 p. Acad. of Sci. of the USSR, Moscou.
- Sowerby, J. et Sowerby, J.-C. (1823-1825) The mineral Conchology of Great Britain. 171 p, London.
- Spero, H.J., Lerche, I. et Williams, D.F. (1991) Opening the carbon isotope " vital effect " black box, 2: Quantitative model for interpreting foraminiferal carbon isotope data. *Paleoceanography* (6), 639-655.
- Spero, H.J., Bijma, J., Lea, D.W. et Bemis, B.E. (1997) Effect of seawater carbonate concentration on foraminiferal carbon and oxygen isotopes. *Nature* (6659), 497-500.
- Stenzel, M.B. (1971) Treatise on Invertebrate Paleontology. Mollusca 6. Bivalvia. 954-1224 p. Moore, R. C. et Teichert.
- Steuber, T. (1996) Stable isotope sclerochronology of rudist bivalve: growth rates and Late Cretaceous seasonality. *Geology*, 24, 315-318.
- Steuber, T. (1999) Isotopic and chemical intra-shell variation in low-Mg calcite of rudist bivalves (Mollusca-Hippuritacea): disequilibrium fractionations and late Cretaceous seasonality. *Internal Journal of Earth Sciences*, 88, 551-570.
- Studencka, A. (1986) Bivalve from the Badenian (Middle Miocene) marine sandy facies of Southern Poland. *Paleont. Pol.* (47), 3-128.
- Surge, D., Lohman, K.C. et Dettman, D.L. (2001) Controls on isotopic chemistry of the american oyster, *Crassostrea virginica*: implications for growth patterns. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* (172), 283-296.
- Tanabe, K. (1988) Age and growth rate determinations of intertidal bivalve, *Phacosoma japonicum*, using internal shell increments. *Lethaia*, 21, 231-241.
- Tavani, G. (1835) Fauna malacologica miocenica di alcune localita della Cirenaica. *Boll. Soc. geol. ital.* (54), 191-202.
- Tejkal, J., Ondrejickova, A. et Csepregi-Meznerics, I. (1867) Die Mollusken der Karpatischen Serie. In V.s.a. vied, Ed. *Chronostratigraphie und Neostratotypen*, 1, Die Karpathische Serie und ihr Stratotypus, p. 149-212, Bratislava.

- Tevesz, M.J.S. et Carter, J.G. (1980) Environmental relationships of shell form and structure of Uniocean Bivalves. In R. Lutz, Ed. *Skeletal Growth of Aquatic Organism*, p. 299-322. Penum Press, New york.
- Théodorou, A.J. (1992) Physical oceanographic studies for the design of the Athens Sea outfall (Saronikos Gulf, Greece). *Water Sci. Technol.* (9), 31-40.
- Torigoe, K. (1981) oyster in japan. *Journal of Science of The Hiroshima University*, 29 (2), 291-419.
- Tortonese, E. (1965) Fauna d'Italia. IV. Echinodermata. 422 p, Calderini, Bologna.
- Veizer, J., Bruckschen, P., Pawellek, F., Diener, A., Podlaha, O.G., Carden, G.A.F., Jasper, T., Korte, C., Strauss, H., Azmy, K. et Ala, D. (1997) Oxygen isotope evolution of Phanerozoic seawater. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 132, 159-172.
- Veizer, J., Ala, D., Azmy, K., Bruckschen, P., Buhl, D., Bruhn, F., Carden, G.A.F., Diener, A., Ebner, S., Godderis, Y., Jasper, T., Korte, C., Pawellek, F., Podlaha, O.G. et Strauss, H. (1999) $^{87}\text{Sr}/^{86}\text{Sr}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{18}\text{O}$ evolution of Phanerozoic seawater. *Chemical Geology* (161), 59-88.
- Vengosh, A., Kolodny, Y., Starinsky, A., Chivas, A.R. et McCulloch, M.T. (1991) Coprecipitation and isotopic fractionation of boron in modern biogenic carbonates. *Geochim. Cosmochim. Acta* (55), 2901-2910.
- Verhulst, P.F. (1838) Notice sur la loi que suit la population dans son accroissement. *Cah. Math. Phys* (10), 113-121.
- Videt, B. (2000) Paléoenvironnements à Ostreacea: Exemple du Messinien du Bassin de Sorbas (Andalousie) et du Cénomaniens de Charente Maritime. DEA "Paleontologie, Phylogénie et Paleobiologie", Université de Rennes I. 30p. (inédit).
- Videt, B. et Néraudeau, D. (sous-presses) Variabilité et Hétérochronies chez l'exogyre *Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801) (Bivalvia : Ostreoides : Gryphaeidae) du Cénomaniens et du Turonien inférieur des Charentes (SW France). *Palévol.*
- Villier, L. (1996) Les Goniasteridae (Asteroidea, Echinodermata) du campanien d'Aquitaine : ontogénèse, évolution et paléoécologie. DEA Univ. Dijon. 50 p. (inédit).
- Villier, L., Breton, G. et Néraudeau, D. (1997) Contexte paléoécologique, biodiversité et signification biostratigraphique des astérides dans le Campanien stratotypique. *Annale de la Société géologique du Nord* (3), 181-188.
- Von Bertalanffy, L. (1938) A quantitative theory of organic growth (inquiries of growth laws II). *Human Biology* (2), 181-213.
- Von Bertalanffy, L. (1957) Quantitative laws in metabolism and growth. (3), 217-231.
- Völk, H.R. (1966) Zur Geologie und Statigraphie des Neogenbeckens von Vera, Südost Spanien. Thèse, Amsterdam.
- Vullo, R. (2002) Les vertébrés du Cénomaniens des Charentes (France) : Biostratigraphie, taphonomie et paléoécologie. implication paléoenvironnementales. DEA "Paleontologie, Phylogénie et Paleobiologie", Université de Rennes I.
- Vullo, R., Néraudeau, D. et Videt, B. (2003) Un faciès de type falun dans le cénomaniens basal de Charente-Maritime (France). .
- Vyalov, O.S. (1936) Sur la classification des huîtres. *Compte rendu de l'académie des Sciences de l'URSS (Dok-lady)*, 4 (1), 17-20.
- Vyalov, O.S. (1937) Sur la classification des ostréidés et leur valeur stratigraphique. *Compte rendu du congrès international de zoologie, 12ème Lisbonne, 1935*, 3, 1627-1639.
- Vyalov, O.S. (1948) Printciply klassifikatsii semeystva Ostreidae [Principes de classification de la famille des Ostreidae]. *Lvov. geol. obshest. trudy pri gosudarst*, 30-40.

- Walker, K.R. et Bambach, R.K. (1971) The significance of fossil assemblages from fine-grained sediments time-averaged communities. *Geological Society of America, Abstract with Programs*, 3, 783-784.
- Wang, L., Sarnthein, M., Duplessi, J.-C., Erlenkeuser, H., Jung, S. et Pflaumann, U. (1995) Paleo sea surface salinities in the low-latitude Atlantic: the $\delta^{18}\text{O}$ record of *Globigerinoides ruber* (white). *Paleoceanography*, 10 (4), 749-761.
- Weafer, J.N., et Kilingley, J.S. (1980) Growth histories of strombid snails from Bermuda recorded in their ^{18}O et ^{13}C profiles. *Marine Biology* (60), 129-135.
- White, C.A. (1887) Contribuições á paleontogia do Brazil. 273 p. Museo Nac. Rio de Janeiro, Arch., Rio de Janeiro.
- Woods, H. (1913) A monograph of the Cretaceous Lamellibranchia of England. *Palaeontographical Society*, 2, 341-473.
- Zeebe, R.E. (2001) Seawater pH and isotopic paleotemperatures of Cretaceous oceans. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 170 (1-2), 49-57.
- Zenkevitch, L. (1963) Biology of the sea of USSR. 427 p. Interscience Publisher, New York.
- Ziegler, B. (1969) Über *Egogyra virgula* (Lamellibranchiata, Oberjura). *Eclogae geologicae Helveticae* (62), 685-696.

Planches

Planches

Planche 1

***Pycnodonte (Pycnodonte) biauriculata* (Lamarck, 1819)**

Fig. 1 : Valve gauche, Ile Madame, Cénomaniens supérieur (E) ;

a- vue latérale, b- face externe, c- face interne.

IGR 25500

***Pycnodonte (Prygraea) vesicularis* (Lamarck, 1819)**

Fig. 2 : Valve gauche, Falaise des Nonnes, Campanien supérieur (C VIII) ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25501

Fig. 3 : Valve gauche, Falaise de Port-des-Barques, Cénomaniens supérieur (G1) ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25502

Fig. 4 : Valve gauche, Falaise des Nonnes, Campanien supérieur (C VIII) ;

a- face externe, b- face interne.

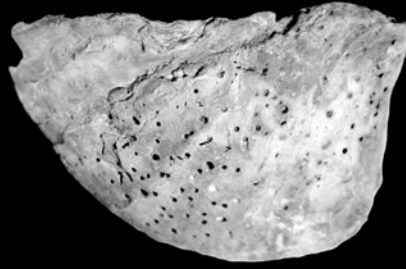
IGR 25503

Fig. 5 : Valve gauche, Falaise de Port-des-Barques, Cénomaniens supérieur (G2) ;

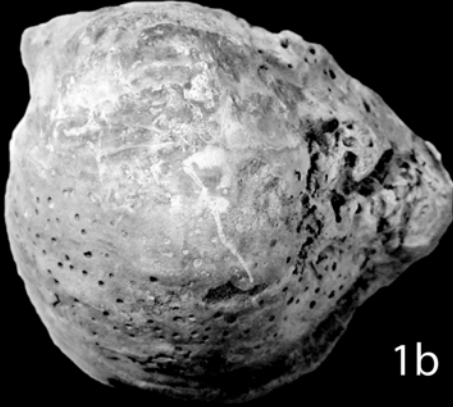
a- face externe, b- face interne.

IGR 25504

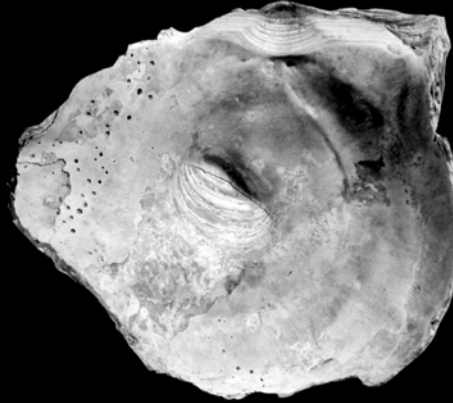
planche
1



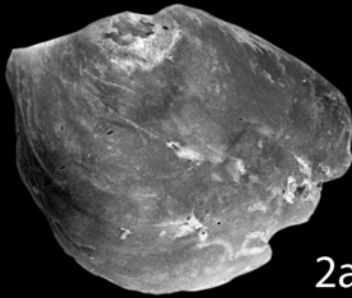
1a



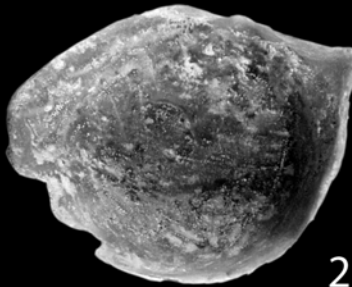
1b



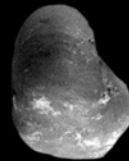
1c



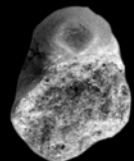
2a



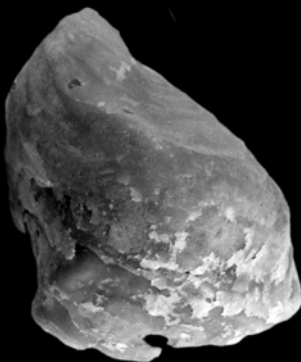
2b



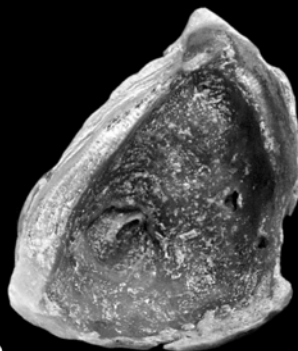
3a



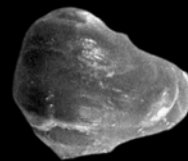
3b



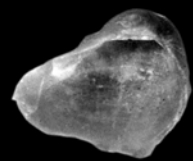
4a



4b



5a



5b



5 cm

Planche 2

Pycnodonte (Prygraea) vesicularis* (Lamarck, 1819) var. *hippopodium

Fig. 1 : Valve gauche, Chez Goducheu, Lamerac, Charente, Campanien (Biozone CVIII) ;
a- face externe, b- face interne (coll. Villier).

Fig. 2 : Valve gauche, Chez Goducheu, Lamerac, Charente, Campanien, (Biozone CVIII) ;
a- face externe, b- face interne, c- vue latérale (coll. Villier).

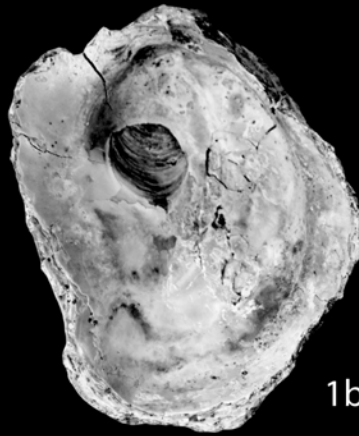
Fig. 3 : Valve gauche, La Vergne, Lamerac, Charente, Campanien, (Biozone CVII) ;
a- face externe de la valve gauche, b- face interne de la valve droite, a-face interne de la valve
gauche, b- face externe de la valve droite (coll. Villier).

Fig. 4 : face interne Valve gauche, Ile Madame (C2), Cénomaniens moyen ;
Individu fixé sur un *Ichtyosarcodites triangularis*.

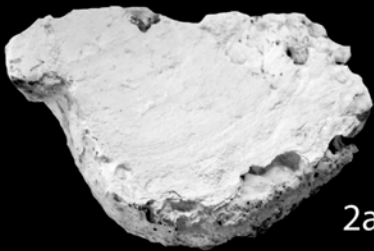
IGR 25505



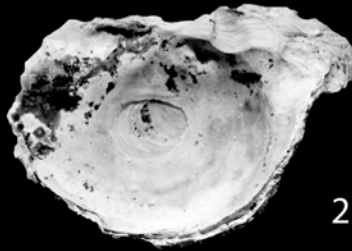
1a



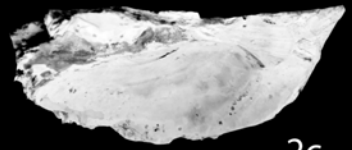
1b



2a



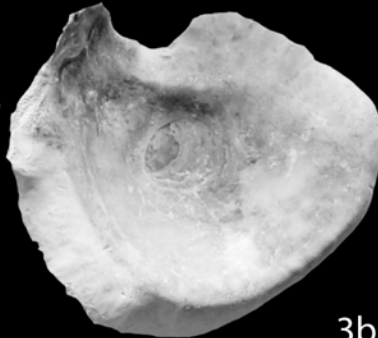
2b



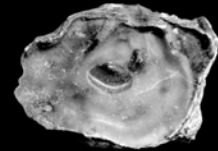
2c



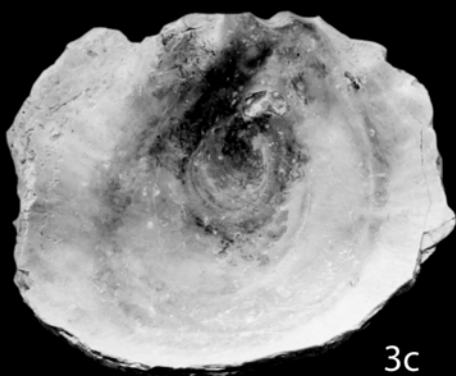
3a



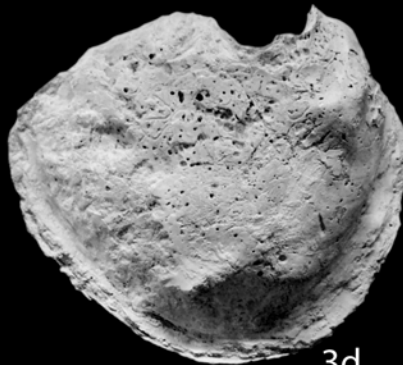
3b



4



3c



3d



5 cm

Planche 3

***Hyotissa hyotis* (Linné, 1758)**

Fig. 1 : Valve droite, spécimen actuel ;

a- face interne, b- face externe.

IGR 25506

Fig. 2 : Valve gauche, Cuevas de Almanzora, Tortonien

a- face externe, b- face interne.

IGR 25507

***Hyotissa semiplana* (Sowerby, 1825)**

Fig. 3 : Individu complet, Le Pilou, Campanien supérieur ;

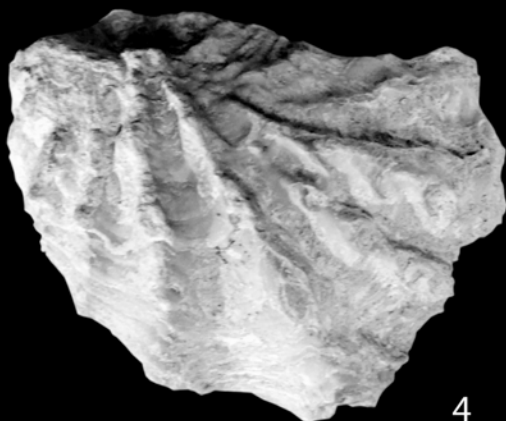
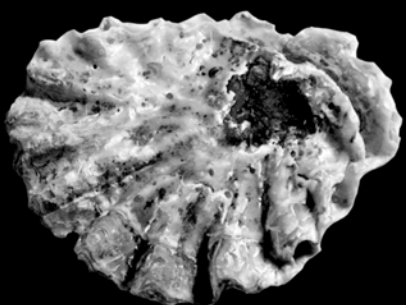
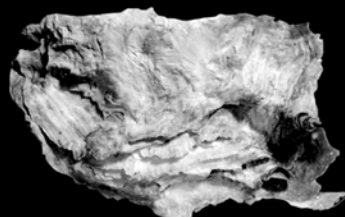
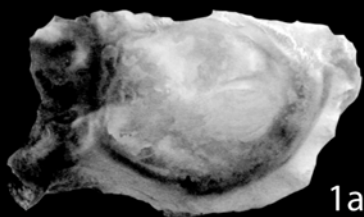
a- valve gauche, face externe, b- valve droite, face externe.

IGR 25508

***Hyotissa hyotis* (Linné, 1758)**

Fig. 4 : Valve gauche avec surface de fixation, Cerro Mandras, marnes basales.

IGR 25509



5 cm

Planche 4

Neopycnodonte cochlear (Poli, 1791)

Fig. 1 : Valve gauche, mer Egée, spécimen actuel ;

a- face interne, b- face externe.

IGR 25510

Fig. 2 : Deux valves gauches collées l'une à l'autre, mer Egée, spécimen actuel.

IGR 25511

Fig. 3 : Valve gauche, mer Egée, spécimen actuel ;

a- face interne, b- face externe.

IGR 25512

Fig. 4 : Valve gauche, Loma del Perro, Pliocène ;

face interne.

IGR 25513

Fig. 5 : Valve gauche, Loma del Perro, Pliocène ;

face externe.

IGR 25514

Neopycnodonte navicularis (Brocchi, 1814)

Fig. 6 : Valve gauche, Los Yesos, Marnes intra-gypse terminales, Messinien ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25515

Fig. 7 : Valve gauche, Los Lobos, Marnes bleu terminales, Messinien;

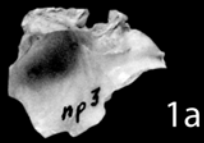
a- face externe, b-face interne.

IGR 25516

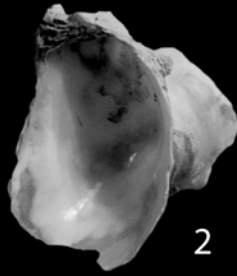
Fig. 8 : Valve droite, Los Yesos, Marnes intra-gypse terminales, Messinien;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25517



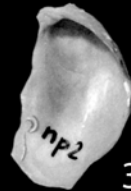
1a



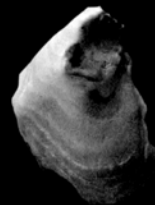
2



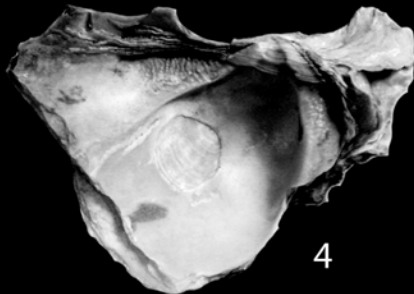
1b



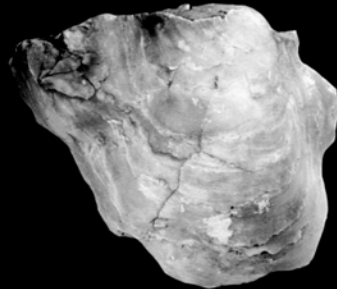
3a



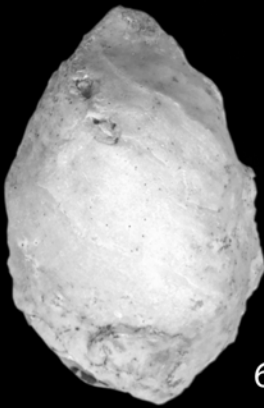
3b



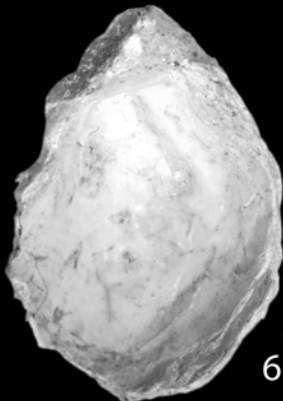
4



5



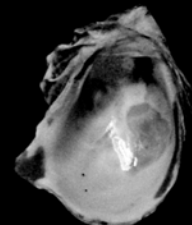
6b



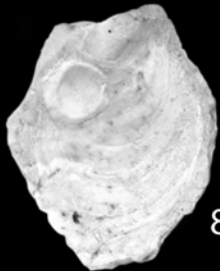
6b



7b



7b



8b



8b



5 cm

Planche 5

***Rhynchostreon suborbiculatum* (Lamarck, 1801)**

Fig. 1 : Individu complet costulé, Port-des-Barques, Turonien inférieur (T1) ;
a- valve gauche, b- valve droite.

IGR 25518

Fig. 2 : Individu complet costulé, Ile d'Aix, Cénomanién inférieur (B2) ;
a- valve gauche, b- valve droite.

IGR 25519

Fig. 3 : Valve gauche non costulée, Archingeay, Cénomanién inférieur (B1) ;
a- vue externe, b- vue interne.

IGR 25520

Fig. 4 : Individu complet costulée avec une importante surface d'attache xénomorphe, Ile d'Aix, Cénomanién inférieur (B2) ;
a- valve gauche, b- valve droite.

IGR 25521

Fig. 5 : Valve gauche non costulé au crochet fortement contourné, Ile Madame, Cénomanién supérieur (F) ;
a- vue externe, b- vue interne.

IGR 25522

Fig. 6 : Individu complet non costulé avec une importante surface d'attache xénomorphe et présentant de nombreuses orbicules de silice, Ile d'Oléron, Cénomanién inférieur (B2) ;
a- valve gauche ; b- valve droite.

IGR 25523

Fig. 7 : Valve gauche de *R. suborbiculatum* var. *pliculata* présentant une importante surface d'attache, Ile d'Oléron, Cénomanién inférieur (B2).

IGR 25524

Fig. 8 : Valve gauche entièrement silicifiée par des orbicules de silice, Ile Madame, Cénomanién supérieur (F).

IGR 25525

Fig. 9 : Valve gauche, Ashka (N de la Vallée Bénoué, Niger), Cénomanién supérieur ;
Individu montrant des restes de coloration de sa coquille (n°Ap13, Coll.Courville).

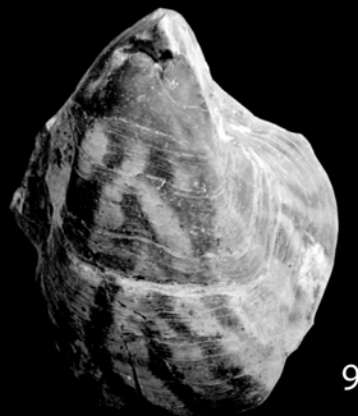
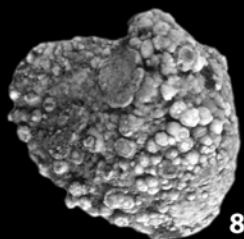
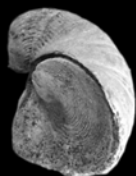
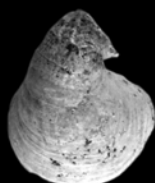
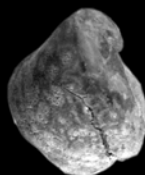
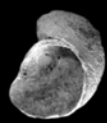
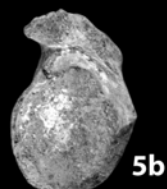
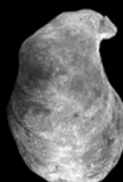
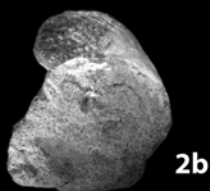
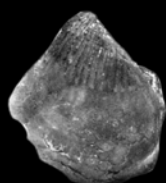
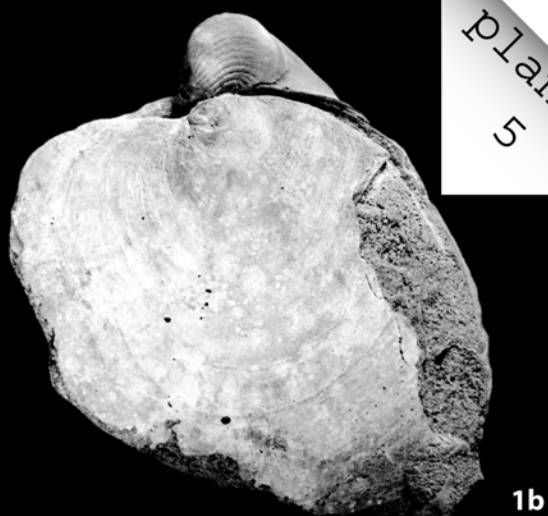


Planche 6

Ceratostreon flabellatum (Goldfuss, 1833)

Fig. 1 : Valve gauche, Ile Madame, Cénomaniens supérieur (E) ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25526

Fig. 2 : Valve gauche, Archingeay, Cénomaniens inférieur (B1) ;

a- face externe, b- face interne, c-vue latérale.

IGR 25527

Fig. 3 : Valve gauche, Ile Madame, Cénomaniens supérieur (E) ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25528

Fig. 4 : Valve droite, Archingeay, Cénomaniens inférieur (B1) ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25529

Fig. 5 : Individu complet, Ile Madame, Cénomaniens moyen (C2) ;

a- valve gauche montrant une large zone de fixation plate, b- valve droite plate dépourvue d'ornementation de par son xénomorphisme.

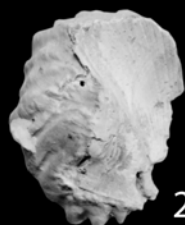
IGR 25530



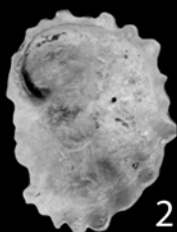
1a



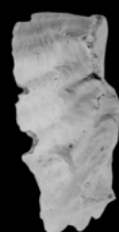
1b



2a



2b



2c



3a



3b



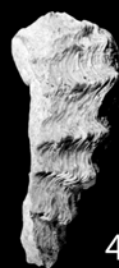
4a



5a



5b



4b



5 cm

Planche 7

***Gyrostrea delettei* (Coquand, 1862)**

Fig. 1 : Valve gauche, Bois vert, Cénomaniens inférieurs (B1) ;
a- vue externe, b- vue interne, individu pyritisé fixé sur le grès de base.

IGR 25531

Fig. 2 : Vue externe d'une valve droite, Archingeay, Cénomaniens inférieurs (B1).

IGR 25532

***Curvostrea rouvillei* (Coquand, 1862)**

Fig. 3 : Individu complet, Ile Madame, Cénomaniens moyens (C2) ;

a- face externe d'une valve droite, b- face externe d'une valve gauche.

IGR 25533

***Acutostrea aff. incurva* (Nilson, 1827)**

Fig. 4 : Individu complet, Ile Madame, Cénomaniens moyens (C2) ;

a- face externe d'une valve droite, b- face externe d'une valve gauche.

IGR 25534

Fig. 5 : Individu complet, Ile Madame, Cénomaniens moyens (C2) ;

a- face externe d'une valve droite, b- face externe d'une valve gauche.

IGR 25535

Fig. 6 : Valve gauche, Ile Madame, Cénomaniens moyens (C2) ;

a- face externe, b- face interne.

IGR 25536

***Gyrostrea delettei* (Coquand, 1862)**

Fig. 7 : Face externe d'une valve droite d'un individu complet, Archingeay, Cénomaniens inférieurs (B1) ;

IGR 25537

***Ceratostreon pliciferum* (Dujardin, 1837)**

Fig. 8 : Individu complet, Plage des Nonnes, Meschers-sur-Gironde, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVII);

a- face externe d'une valve gauche, b- face externe d'une valve droite (coll. Villier).

Fig. 9 : Valve gauche, Le Logis, Saint-Maigrin, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVI) ;

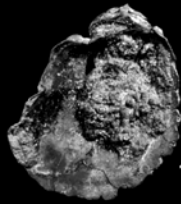
a- Vue externe, b- Vue interne (coll. Villier).

Fig. 10 : Valve gauche, Chez Limousin. Saint-Sciers-Champagne, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVI) ;

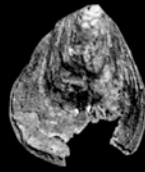
a- vue externe, b- vue interne (coll. Villier).



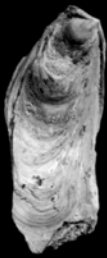
1a



1b



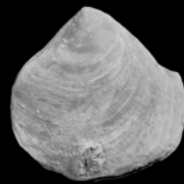
2



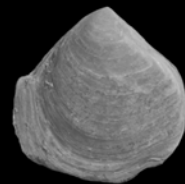
3a



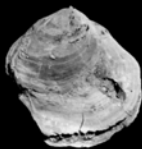
3b



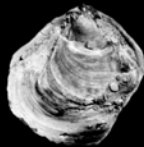
4a



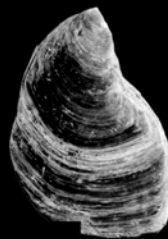
4b



5a



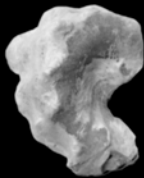
5b



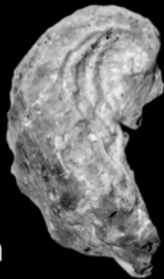
6a



6b



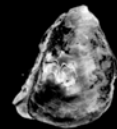
8a



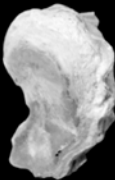
9a



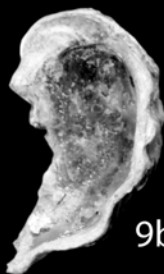
10a



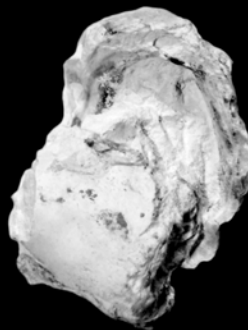
7



8b



9b



10b



5 cm

Planche 8

***Ostrea lamellosa* (Brocchi, 1814)**

Fig. 1 : Valve gauche, Los Lobos, sommet du niveau a, Messinien;
face interne d'un individu de grande taille.

IGR 25538

Fig. 2 : Valve droite, Cerro Mandras, individu posé sur le récif à *Porites*, Messinien;
a- face externe, b- face interne.

IGR 25539

Fig. 3 : Face externe de la valve gauche, Los Yesos, conglomérat de base, Messinien;
IGR 25540

Fig. 4 : Individu complet, Las Mandras, alternances grés-carbonatées sommitales,
Messinien;
a- valve droite lamellaire lisse, b- valve gauche plissée, c- vue latérale des deux valves.
IGR 25541

***Crassostrea gryphoides* (Schlotheim, 1813)**

Fig. 5 : Crassat de 15 individus (répartis sur les deux côtés), Los Lobos, siltites estuariennes à la base du niveau (a), Messinien.

IGR 25542

Fig. 6 : Face interne de la valve gauche, Los Lobos, siltites estuariennes à la base du niveau (a), Messinien ;

IGR 25543

Fig. 7 : Face externe d'une valve gauche d'un individu complet de très grande taille, Los Lobos, siltites estuariennes du niveau (a), Messinien.

IGR 25544

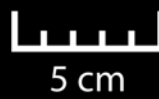
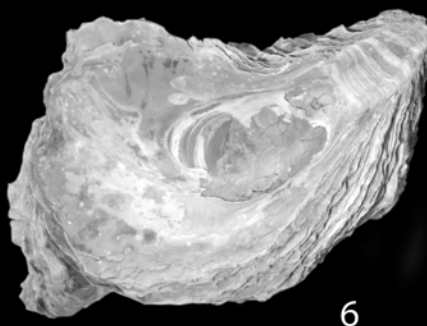
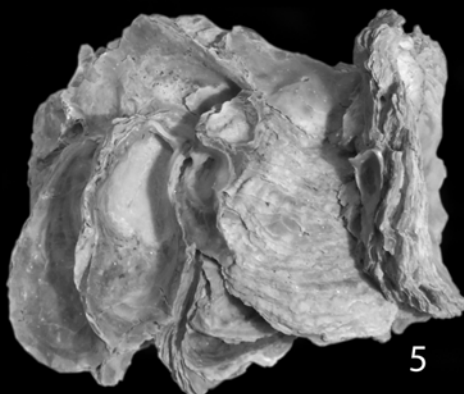
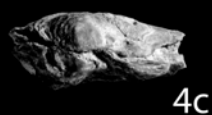
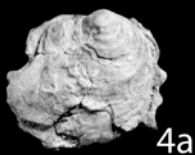
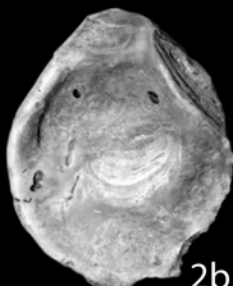
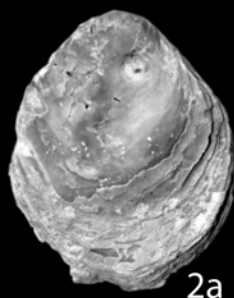


Planche 9

Rastellum (Arctostrea) carinatum (Lamarck, 1806)

Fig. 1 : Individu complet très gracile, Saint-Seurin, Barbezieux Saint-Hilaire, Charente, Campanien, (Biozone CV);

a- valve droite, b- valve gauche (coll. Villier).

Fig. 2 : Individu complet, Ile Madame, Cénomanién moyen (C2) ;

vue externe d'une valve droite montrant le développement d'épines hyotes.

IGR 25545

Fig. 3 : Individu complet, Chez Limousin, Saint-Sciers-Champagne, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVI) ;

a- vue externe d'une valve droite, b- vue externe d'une valve gauche (coll. Villier).

Fig. 4 : Individu complet très trapu, Ile Madame, Cénomanién moyen (C2) ;

a- valve droite, b- valve gauche.

IGR 25546

Fig. 5 : Individu complet, Chez Limousin, Saint-Sciers-Champagne, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVI) ;

a- valve droite, b- valve gauche, c- vue latérale (coll. Villier).

Fig. 6 : Individu de grande taille, Port-des-Barques, Cénomanién supérieur (G1) ;

a- vue externe d'une valve gauche, b- vue latérale.

IGR 25547

Rastellum (Rastellum) diluvianum (Linné, 1767)

Fig. 7 : Individu complet, Ile Madame, Cénomanién supérieur (C4) ;

a- vue interne d'une valve gauche, b- vue externe d'une valve gauche, c- vue interne d'une valve droite, d- vue externe d'une valve droite.

IGR 25548

Fig. 8 : Individu complet, Ile Madame, Cénomanién supérieur (E) ;

a- vue externe d'une valve gauche, b- vue interne d'une valve gauche, c- vue latérale d'une valve gauche.

IGR 25549

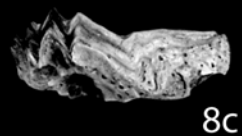
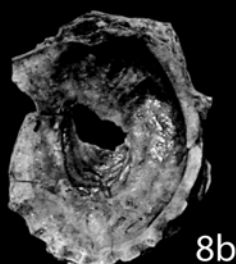
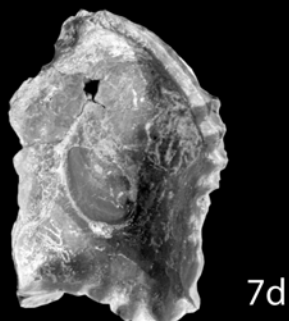
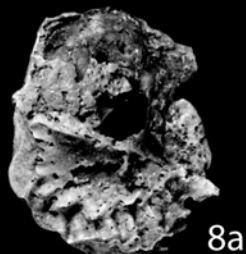
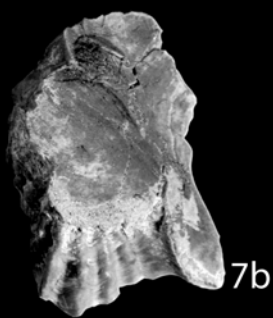
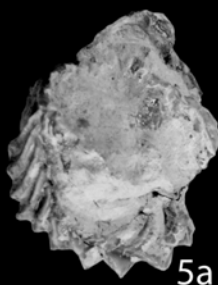
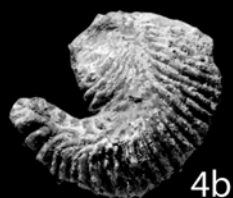
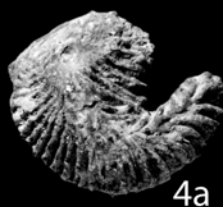
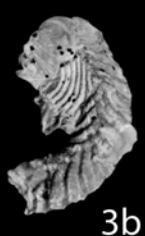
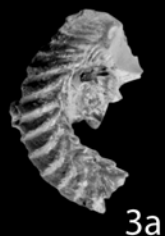


Planche 10

***Rastellum deshayesi* (Fisher de Waldheim, 1835)**

Fig. 1 : Individu complet, Chez Philipaud, Lamerac, Charente, Campanien, (Biozone CVIII) ;
a- vue interne d'une valve gauche, b- vue externe d'une valve gauche (coll. Villier).

Fig. 2 : Individu complet, La Fenêtre, Lamerac, Charente, Campanien, (Biozone CVIII) ;
a- vue interne d'une valve gauche, b- vue externe d'une valve gauche (coll. Villier).

Fig. 3 : Individu complet, Marechaud, Saint-Sciers-Champagne, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVIII) ;
a- vue interne d'une valve gauche, b- vue externe d'une valve gauche, c- vue latérale d'une valve gauche (coll. Villier).

***Agerostrea ungulata* (Schlotheim, 1813)**

Fig. 4 : Valve droite, Brossac, Charente, Campanien Biozone CVIII ;
a- vue interne, b- vue externe (coll. Villier).

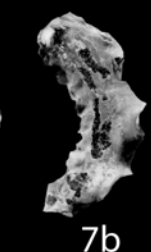
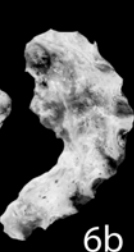
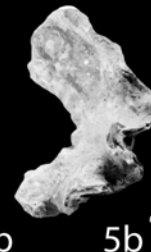
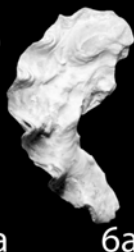
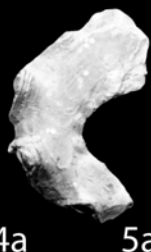
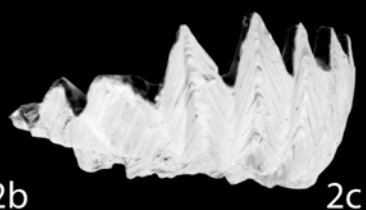
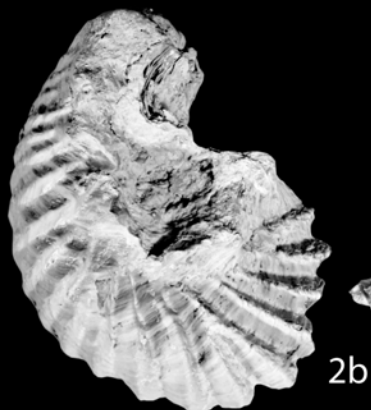
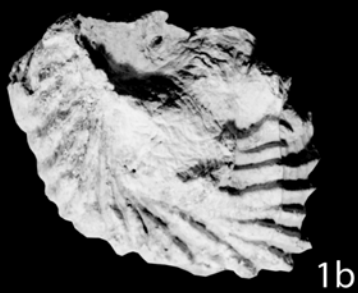
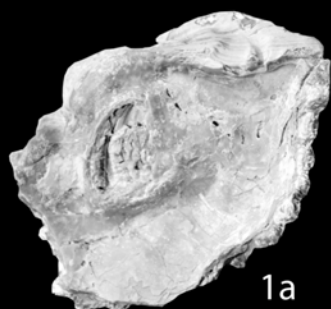
Fig. 5 : Individu complet, Rue du Port, Meschers-sur-Gironde, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVIII) ;
a- vue externe d'une valve gauche, b- vue externe d'une valve droite (coll. Villier).

Fig. 6 : Individu complet, Le Logis, Saint-Maigrin, Charente-Maritime, Campanien, (Biozone CVI) ;

a- vue externe d'une valve gauche, b- vue externe d'une valve droite (coll. Villier).

Fig. 7 : Valve droite, Brossac, Charente, Campanien, (Biozone CVIII) ;
a- vue interne, b- vue externe (coll. Villier).

planche
10



Résumé

Le groupe des *Ostreacea* (huîtres *s.l.*) se révèle être un important marqueur des conditions paléoenvironnementales. D'après l'étude du Crétacé supérieur du NE du bassin-aquitain (Charentes, France) et du Néogène supérieur du bassin de Sorbas (SE Espagne), les huîtres peuvent être étudiées à plusieurs échelles:

- les assemblages présentent une grande diversité de géométries spatiales (2D et 3D) qui sont bien souvent révélatrices de la dynamique sédimentaire ; ces assemblages peuvent aider à identifier des surfaces stratigraphiques remarquables et contribuent à l'analyse des corps sédimentaires pour des interprétations séquentielles des milieux de dépôts;
- les espèces se répartissent ainsi sur un large spectre de milieux très diversifiés ; chacune d'entre elles et de leurs morphotypes étant inféodés à des conditions environnementales précises ; elles permettent ainsi de reconstituer les paramètres climatiques et édaphiques du milieu ;
- les coquilles permettent d'enregistrer les fluctuations environnementales saisonnières grâce à l'analyse de la composition en isotopes stables (C&O) de leurs stries de croissance ou par une étude sclérochronologique.

Abstract

The *Ostreacea* group (oysters *s.l.*) proves to be a significant marker of the palaeoenvironmental conditions. From the study of the Upper Cretaceous of the Aquitaine Basin (Charentes, France) and of the upper Neogen of the Sorbas basin (SE Spain), oysters can be useful at different scales of analyses:

- assemblages have a great diversity of geometries (2D and 3D) which often reveal sedimentary dynamics; these assemblages can help to underline particular stratigraphic surfaces and can be used for the interpretation of sedimentary units; such results could be useful for sequence stratigraphy analyses;
- species are distributed on numerous various environments; each one of these species and their morphotypes is distributed under precise environmental conditions; thus it is possible to reconstitute precisely climatic and edaphic parameters;
- shells allows to record seasonal environmental fluctuations by the study of the stable isotopes composition (C&O) of their shell increments or by a sclerochronological studies.